

Природа животного света

Э. Ньютон Харви

The Nature of Animal Light

E. Newton Harvey



Электронная книга проекта Гутенберга о природе животного света

Эта электронная книга предназначена для использования любым человеком в любой точке Соединенных Штатов и большинства других частей мира бесплатно и практически без каких-либо ограничений. Вы можете скопировать его, раздать или повторно использовать в соответствии с условиями лицензии Project Gutenberg, прилагаемой к этой книге, или онлайн по адресу www.gutenberg.org. Если вы находитесь за пределами Соединенных Штатов, вам необходимо ознакомиться с законами страны, в которой вы находитесь, прежде чем использовать эту электронную книгу.

Название: Природа животного света

Автор: Э. Ньютон Харви

Дата выхода: 26 ноября 2010 [Электронная книга № 34450]

Язык: Английский

Титры: Продюсерами выступили Саймон Гарднер, Брайан Несс и команда онлайн-корректоров на <http://www.pgdp.net> (Эта книга была подготовлена на основе отсканированных изображений, находящихся в общественном достоянии,изматериалов проекта Google Print Project.)

*** НАЧАЛО ПРОЕКТА ЭЛЕКТРОННОЙ КНИГИ ГУТЕНБЕРГА "ПРИРОДА ЖИВОТНОГО СВЕТА" ***

Примечания переписчика

В этой версии электронной книги используются некоторые символы юникода. Если следующие символы не отображаются, возможно, вам потребуется выбрать тип шрифта Unicode в вашем браузере:

- ↵(стрелка влево над стрелкой вправо)
- α β γ λ ν π (греческие символы),,
- ♀♂(женщина и мужчина)

Необычные формы названий химических веществ были сохранены там, где они встречаются в тексте, например, "атропин" вместо "атропин"; "аспарагин" вместо "аспарагин" и т.д. Варианты написания "Sidot blend" и "Sidot blende" в тексте используются взаимозаменяемо.

Некоторые несоответствия в форматировании и пунктуации были сохранены по сравнению с оригиналом. "РН" или Р_н (нижний индекс Р Н) сохраняется в том виде, в каком он используется в тексте для обозначения шкалы щелочности-кислотности, где более привычным современным использованием является "рН". Молярные концентрации указаны различными способами (строчными буквами m, курсивными строчными буквами *m*, маленькой заглавной m): форматы сохранены как в оригинале.

Изменения в текст вносились только в случае очевидных орфографических или наборных ошибок. Они перечислены в [конце книги](#).

- ПРЕДИСЛОВИЕ
- Содержание
- БИБЛИОГРАФИЯ
- Указатель

Монографии по экспериментальной биологии

ПОД РЕДАКЦИЕЙ ЖАКА ЛЕБА, Рокфеллеровский институт
Т. Х. МОРГАНА, Колумбийский университет
У. Дж. В. ОСТЕРХАУТА, Гарвардский университет

ПРИРОДА ЖИВОТНОГО СВЕТА

Э. НЬЮТОН ХАРВИ, доктор философии

МОНОГРАФИИ По ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ БИОЛОГИИ

ОПУБЛИКОВАНО

ВЫНУЖДЕННЫЕ ДВИЖЕНИЯ, ТРОПИЗМЫ И ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ
ЖАК ЛЕБ, Рокфеллеровский институт

ЭЛЕМЕНТАРНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА
Г. Х. ПАРКЕРА, Гарвардский университет

ФИЗИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ
Т. Х. МОРГАН, Колумбийский университет

ИНБРИДИНГ И АУТБРИДИНГ: ИХ ГЕНЕТИЧЕСКОЕ И СОЦИОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ
Э. М. ИСТ и Д. Ф. ДЖОНС, Институт Басси, Гарвардский университет

ПРИРОДА СВЕТА ЖИВОТНЫХ
Э. Н. ХАРВИ, Принстонский университет

В ПРОЦЕССЕ ПОДГОТОВКИ

НАСЛЕДОВАНИЕ ПО ЧИСТОЙ ЛИНИИ
Х. С. ДЖЕННИНГС, Университет Джона хопкинса

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОДИФИКАЦИЯ ПРОЦЕССА НАСЛЕДОВАНИЯ
Р. ПЕРЛА, Университет Джона Хопкинса

ЛОКАЛИЗАЦИЯ МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ В ЯЙЦЕКЛЕТКЕ
Э. Г. КОНКЛИН, Принстонский университет

КУЛЬТУРА ТКАНЕЙ
Р. Г. ХАРРИСОНА, Йельский университет

ПРОНИЦАЕМОСТЬ И ЭЛЕКТРОПРОВОДНОСТЬ ЖИВОЙ ТКНИ

У. Дж. В. ОСТЕРХАУТ, Гарвардский университет

РАВНОВЕСИЕ МЕЖДУ КИСЛОТАМИ И ОСНОВАНИЯМИ В ОРГАНИЗМЕ И ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЕ

Л. Дж. ХЕНДЕРСОН, Гарвардский университет

ХИМИЧЕСКАЯ ОСНОВА РОСТА

Т. Б. РОБЕРТСОН, Университет Торонто

КООРДИНАЦИЯ ДВИЖЕНИЙ

А. Р. МУР, Ратгерский колледж

ЗА НИМ ПОСЛЕДУЮТ ДРУГИЕ

Монографии по экспериментальной биологии

ПРИРОДА ЖИВОТНОГО СВЕТА

Э. НЬЮТОН ХАРВИ, доктор философии

ПРОФЕССОР ФИЗИОЛОГИИ ПРИНСТОНСКОГО УНИВЕРСИТЕТА



ФИЛАДЕЛЬФИЙСКАЯ И ЛОНДОНСКАЯ КОМПАНИЯ Дж. Б. ЛИППИНКОТТА

АВТОРСКОЕ ПРАВО, 1920. АВТОР: J. B. LIPPINCOTT COMPANY

*Электротипирован и отпечатан компанией J. B. Lippincott Company.
The Washington Square Press, Филадельфия, США*

ЗАЯВЛЕНИЕ РЕДАКЦИИ

Быстрый рост специализации не позволяет одному автору удовлетворительно охватить всю область современной биологии. Эта ситуация, существующая во всех науках, побудила английских авторов выпустить серию монографий по биохимии, физиологии и физике. Ряд американских биологов решили предоставить такую же возможность для изучения Экспериментальной биологии.

Биология, которая не так давно была чисто описательной и умозрительной, начала перенимать методы точных наук, признавая, что для постоянного прогресса необходимы не только эксперименты, но и количественные эксперименты. Целью этой серии монографий будет подчеркнуть и продвинуть, насколько это возможно, это развитие биологии.

Экспериментальная биология и общая физиология - это одна и та же наука, как по методу, так и по содержанию, поскольку обе направлены на объяснение жизни с точки зрения физико-химического строения живой материи. Таким образом, серия монографий по экспериментальной биологии будет включать область традиционной общей физиологии.

Жак Леб,
Т. Х. Морган,
У. Дж. В. Остерхаут.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Биолюминесценция, производство света животными и растениями, всегда вызывала восхищение непрофессионалов и удивление ученых. Неудивительно, что появилось огромное количество литературы, посвященной этому предмету. Большая часть этой литературы, однако, состоит просто из сообщений о том, что определенное животное светится, или записей об особенно ярком фосфоресценции моря. Среди тех, кто несколько более тщательно исследовал природу и причины образования света, можно упомянуть имена Бейеринка, Р. Бойля, Дальгрена, Дюбуа, Эренберга, Крукенберга, Мангольда, Макдермотта, Молиша, Панчери, Пфлюгера, Фипсона, Кватрефажа, Спалланцани и Трояна. Некоторые из этих людей написали исчерпывающие монографии на эту тему.

В задачу этой книги не входит рассмотрение каждой фазы биолюминесценции. Можно было бы написать тома об эволюционной стороне проблемы, а также о структуре и использовании светящихся органов. Эти вопросы можно только затронуть. В мои намерения также не входит

обсуждать конечную причину света, будь то из-за вибрации электронов или по другим причинам. Эту проблему следует оставить физике, хотя весьма вероятно, что изучение света у животных даст важную информацию о природе света в целом, и никакая теория света не может быть адекватной, если не принимает во внимание экстраординарные способности светящихся животных.

Нас будут в основном интересовать физические характеристики животного света и химические процессы, лежащие в основе его производства. С момента появления первых предположений о том, что свет возникает благодаря фосфору и является своего рода окислением, были достигнуты большие успехи. Хотя проблему нельзя считать решенной, она была поставлена на прочную физико-химическую основу. Некоторый материал окисляется. Что именно представляет собой этот материал и почему свет сопровождает его окисление, - это две более фундаментальные проблемы в области биолюминесценции. Насколько далеко и с каким успехом мы продвинулись в решении этих проблем, можно увидеть, прочитав следующие страницы.

Мне приятно выразить признательность доктору У. Э. Форсайту из Института Nela, Кливленд, Огайо, за доброту, проявленную при чтении и критике рукописи [главы III](#), и профессору Лайману из Гарвардского университета за аналогичный отзыв о [главе II](#). Я также глубоко признателен своей жене за прочтение доказательства, а также доктору Жаку Лебу и профессору У. Дж. В. Остерхауту за многочисленные предложения по всей книге. Я также выражаю благодарность профессору К. Исикаве из Сельскохозяйственного колледжа Императорского университета Токио, Япония, за его щедрую помощь в предоставлении *материала по кипридине*. Наконец, я хотел бы выразить признательность за поддержку Вашингтонскому институту Карнеги в лице его директора по морской биологии доктора Альфреда Г. Майора. Без этой поддержки большая часть работы, описанной в этой книге, не была бы выполнена.

Э. Н.Х.

Принстон, Нью-Джерси,
октябрь 1919г.

Содержание

ГЛАВА	СТРАНИЦА
I. Организмы, производящие свет	1
Ранние записи и теории. "Блестящая рыба и плоть". "Горящее море". Распределение светящихся организмов в растительном и животном царствах. Вторичная светимость. Ложная светимость. Огонь Святого Эльма. Ignis fatuus. Сияние цветов. Сияние в человеке. Использование человеком фотогеничных организмов.	
II. Люминесценция и накаливания	20
Всего спектра. Излучение и температура. "Холодный свет". Термолюминесценция. Фосфоресценция и флуоресценция. Триболюминесценция и пьезолюминесценция. Кристаллолюминесценция.	

Хемилюминесценция.

- III. Физическая природа света животных 40
- Феномен Пуркинье. Цвет и спектры света для животных. Поляризация. Эффективность света для животных. Инфракрасное излучение. Ультрафиолетовое излучение. Светоотдача и визуальная чувствительность. Производство непрозрачных объектов, проникающих сквозь излучение. Интенсивность света животного. Резюме.
- IV. Структура светящихся органов 67
- Фотохимические и хемотические изменения. Глаз и светящийся орган. Внутриклеточное и внеклеточное свечение. Непрерывное и прерывистое свечение. Периодичность свечения. Светящиеся бактерии. *Noctiluca* и фотогенные гранулы. *Chaetopterus* и светящиеся клетки желез. *Кипридина*. Светящиеся железы. Светлячок. Светящиеся органы (фотофоры) с линзами, отражателями, непрозрачными и цветными экранами. Использование и назначение света для животных.
- V. Химия производства света, часть I, 85
- Эксперименты Бойля и Спалланцани. Светящаяся древесина и горящий уголь. Кислород и люминесценция. Двуокись углерода и люминесценция. Выделение тепла во время люминесценции. Люминесценция и дыхание. Вода и люминесценция. Ноктилюцин Фипсона. Люциферин и люцифераза. Фотогенин и фотофенин. Пролуциферин. Оксилуциферин. Пирофорин или люцифересцин. Хемилюминесцентные реакции. "Биозимоксилуминесценция".
- VI. Химия производства света, часть II. 114
- Пирофорин* люциферин и люцифераза. *Фолас* люциферин и люцифераза. *Кипридина* люциферин; стабильность, гидролиз кислотой и ферментами, адсорбция, осаждение, высаливание, растворимость, распределение. *Кипридина* люциферин - протеоза? *Кипридина* люцифераза и ее свойства. *Кипридина* люцифераза - альбумин. Специфичность люциферазы. Действие жирорастворимых анестетиков. Действие цианидов. Оксилуциферин. Природа окислительной реакции.
- VII. Динамика люминесценции 143
- Ничтожные количества материала для люминесценции. Скорость реакции и хемилюминесценция. Температура и хемилюминесценция. Поэтапное окисление. Концентрация и биолюминесценция. Температура и биолюминесценция. Окисление с люциферазой и без нее. Скорость реакции и цвет биолюминесценции.

ГЛАВА I

ОРГАНИЗМЫ, ПРОДУЦИРУЮЩИЕ СВЕТ

Тот факт, что животные могут излучать свет, должен был быть признан с древнейших времен в странах, где в изобилии водятся светлячки и светлячковые черви, но только с тех пор, как был усовершенствован микроскоп, было доказано, что фосфоресценция моря, свет влажного дерева, дохлой рыбы и мяса происходят от живых организмов. Аристотель упоминает свет от мертвой рыбы и мяса, а также и Аристотель, и Плиний - от сырого дерева. Роберт Бойль в 1667 году провел множество экспериментов, чтобы показать, что свет от всех трех источников, а также от светлячка, зависит от обильного поступления воздуха, и провел интересное сравнение между светом сияющего дерева и светом тлеющего угля. У Бойля не было возможности выяснить истинную причину света, и ранние представления о его природе были поистине фантастическими. Еще в 1800 году Хьюм на основании своих экспериментов с фосфоресцирующими рыбами пришел к выводу, что свет является "составляющим принципом морских рыб" и "первым, что испускается после смерти рыбы". Только в 1830 году Михаэлис заподозрил, что свет от мертвой рыбы является результатом работы какого-то живого существа, и в 1854 году Хеллер дал предполагаемому организму название *Sarcina noctiluca*. В 1875 году Пфлюгер показал, что питательные среды можно инокулировать небольшим количеством светящихся рыб и что они будут увеличиваться в размерах, подобно бактериальным колониям, и теперь мы знаем, что свет всей мертвой рыбы и мяса обусловлен светящимися бактериями.

В начале девятнадцатого века было высказано предположение, что свет от влажной древесины связан с ростом грибка из-за сходства запаха. В 1854 году Хеллер признал мельчайшие нити, которые он назвал *Rhizomorpha noctiluca*, фактическим источником света. Теперь мы знаем, что вся фосфоресцирующая древесина образуется благодаря мицелию различных видов грибов и что иногда плодовое тело гриба также излучает свет.

Фосфоресценция, или "горение моря", которое описывается столь многими исследователями старшего поколения, также полностью обусловлена живыми организмами, как микроскопическими, так и макроскопическими. Последние в основном представляют собой медуз (*medusae*) или гребенчатые желе (*гребенчатые желеофоры*) и дают начало более крупным и ярким вспышкам света, которые часто можно увидеть в кильватере или около бортов парохода ночью. Первые представляют собой различные виды динофлагеллят или цистофлагеллят, таких как *Noctiluca* (видны только невооруженным глазом), которые собираются на поверхности моря и часто увеличиваются в таком количестве, что вода окрашивается днем (обычно в розовый или красный цвет) и сияет, как огненный покров, когда ее потревожат ночью. Хотя *Noctiluca* была признана Бейкером светящимся животным в 1753 году, морской свет был загадочным явлением для более старых наблюдателей. Маккартни, выступая перед Королевским обществом в 1810 году, следующим образом излагает различные старые теории: "Многие авторы приписывали свечение моря другим причинам, помимо светящихся животных. Мартин предположил, что это вызвано гниением; Зильбершлаг считал, что это фосфорное вещество; профессор Дж. Майер предположил, что поверхность моря впитывает свет, который впоследствии разряжается. Баджон и Джентиль думали, что свет моря был электрическим, потому что он возбуждался от трения.... Я не буду злоупотреблять временем Общества, чтобы опровергнуть вышеприведенные предположения; их авторы не подкрепили их ни аргументами, ни экспериментами, и они несовместимы со всеми установленными фактами по данному

вопросу. Замечательное свойство излучать свет в течение жизни встречается только у животных четырех последних классов современных натуралистов, а именно у моллюсков, насекомых, червей и зоофитов ". Маккартни признал истинную причину свечения, хотя он имел слабое представление об огромном количестве морских форм, которые светятся, и полностью исключил какие-либо упоминания о рыбах, многие из которых при жизни излучают свой собственный свет, помимо какой-либо бактериальной инфекции.

Обзор животного мира выявил по меньшей мере 36 отрядов, содержащих одну или несколько известных форм, производящих свет, и еще несколько отрядов, содержащих виды, светимость которых сомнительна. В царстве растений есть две группы, содержащие светящиеся формы. Распределение светящихся организмов представлено в [прилагаемой классификации растений и животных](#). Курсивом выделены те отряды, которые содержат виды, собственная светимость которых достаточно хорошо установлена. Следует отметить, что дальнейшее деление на отряды не приводится для классов животных, у которых отсутствуют светящиеся формы.

ТАБЛИЦА 1

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СВЕЯЩИХСЯ ОРГАНИЗМОВ В ЦАРСТВЕ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

Растительный мир

- *I. Таллофита*
- Водоросли
- Цианофицеи (сине-зеленые водоросли)
- Хлорофилл (Зеленые водоросли)
- Феофиты (Бурые водоросли)
- Родофицеи (Красные водоросли)
- Лишайники (лишайники, симбиотический рост водорослей и грибов)
- *Грибы*
- Миксомицеты (слизевики)
- *Шизомицеты* (Бактерии)
- *Бактерия, Фотобактерия, Бацилла, Синегнойная палочка, Микрококк, Микроспиралли, Вибрион.*
- Фикомицеты (плесневые грибки)
- Аскомицеты (мешковидные грибы, дрожжи, некоторые плесневые грибки)
- *Базидиомицеты* (головня, ржавчина, грибы)
- Устилагин (Головни)
- Уридин
- Ушные раковины (уши Иуды)
- Тремеллиновые (Желейные грибы)
- *Гименомицеты* (Грибы)
- *Agaricus, Armillaria, Pleurotus, Panus, Mycena, Omphalia, Locellina, Marasinium, Clitocybe, Corticium.*

- Гастеромицеты (вонючие рожки и слоеные шарики)
- II. Мохообразные
- Печеночники (Печеночницы)
- Мускусы (Mosses)
- III. Птеридофиты
- Equisetineae (Хвощи)
- Сальвинии (Сальвиния, Марсилия и др.)
- Ликоподин (Клубневые мхи)
- Филициновые (папоротники)
- IV. Сперматофиты
- Голосеменные растения (саговники, гинкго, Хвойные)
- Покрытосеменные (одно- и двудольные цветковые растения).

Животный мир

- I. *Простейшие*. (Одноклеточные животные)
- *Саркодина*
- Ризоподия
- Гелиозои
- *Радиолярии*
- *Таллассикола, Миксосфера, Коллосфера, Коллозум, Сферозум.*
- *Мастигофора*
- Flagellata
- Хоанофлагеллята
- *Динофлагеллята*
- *Ceratium, Peridinium, Prorocentrum, Пиродиний, Гониаулакс, Блефароциста, Амфидиний, Диплопсалис, Кохлодиний, Сферодиний, гимнодиний.*
- *Цистофлагеллята*
- *Noctiluca, Пироцистис, Лептодискус, Краспедотелла.*
- Спорозоиды
- Инфузории
- II. Пориферы (губки)
- Калькария
- Гексактинеллида
- Десмоспонгия
- III. *Кишечнополостные*
- *Водоросли* (гидроиды и медузы)
- *Лептомедусы или кампанулярии*
- Форма медузы—*Eutima, Фуалидиум (Океания).*

- Гидроидная форма —Аглаофения, Кампанулярия, Сертулярия, Плюмулярия, Целлюлярия, Валькерия, Обелия, Клития.
- Трахомедус
- Гериония, Лириопа, Аглаура
- Наркоман
- *Cupina*
- Антомедузы или Трубчатые
- Форма Медузы —Таумантия, Тиара, Туррис, Сарсия.
- Гидроидная форма—?
- Гидрокораллин
- Сифонофора
- Абила, Прая, Дифий, Евдокия, Гиппоподий.
- Сцифоз (Медузообразные)
- Ставромедус
- Перомедус
- Кубомедус
- Кариб - дия
- Дискомфорт
- Пелагия, Аврелия, Хризаора, Ризостома, Цианея, Дианея, Мезонема.
- Актинозои (кораллы, морские веера, морские ручки, морские анемоны)
- Актинария
- Мадрепорария
- Антипатия
- Алционария
- Альционий, Горгония, Исида, Мопси
- Пеннатулацея
- Пеннатула, Птероиды, Веретиллум, Кавернулярия.
- Фуникулярия, Ренилла, Павонария, Стилробелемон, Зонтичная, Виргулярия?
- Гребенчатые моллюски (Гребенчатые желе)
- Цидиппида
- Плевропранхия.
- Лобатая
- Мнемипсис, Болинопсис, Лейкотейя (*Eucharis*).
- Цестида
- Цестус.
- Бериода
- Бероз.
- IV. Платигельминты
- Турбеллярии (плоские черви)

- Трематоды (плоские черви-паразиты)
- Цестоды (ленточные черви)
- Немертиней (Nemertines)
- V. Нематоды
- Нематоды (круглые черви)
- Гордиацея (Волосяные черви)
- Акантоцефалы (Acanthocephalids)
- Chætognatha (Sagitta)
- VI. Трохельминты
- Коловратки (колесовидные животные)
- Гастротриха (Chætonotus)
- Киноринча (иглокожие)
- VII. Моллюскообразные
- Мшанки (кораллы)
- Энтопрокта
- Эктопрокта
- Membranipora, Скрупоцеллярия, Ретепора? Флюстра?
- Брахиоподы (ламповые раковины)
- Форонидея (Phoronis)
- VIII. Аннулирование
- Архианнелиды (примитивные черви, включая динофильных)
- Четвероногие (настоящие черви)
- Polychæta
- Chætopterus, Phyllochaetopterus, Telepsaris, Polynoë, Acholoë, Tomopteris, Odontosyllis, Lepidonotus, Pionosyllis, Phyllodoce, Heterocirrus, Полуопталамус?
- Олигохета
- Lumbricus, Photodrilus, Allolobophora (Eisemia), Microsclex, Nonlea, Enchytræus, Octochætus.
- Гефирея (Sipunculus)
- Гирудиней (пиявки)
- Мизостомида (Myzostomus)
- IX. Иглокожие
- Астероидея (морская звезда)
- Ophiuroidea (Хрупкие звезды)
- Офиурида
- Офиопсила, Амфиура, Офиаканта, Офиотрикс, Офионереис.
- Эвриалида
- Эхиноидеи (морские ежи)
- Holothuroidea (Морские огурцы)
- Crinoidea (Перистые звезды)

- Х. Членистоногие
- Ракообразные (крабы, омары, креветки и т.д.)
- Филлаподы
- Остракоды
- *Halosyrpris*, Киприда, Пироциприс, Раковина, Циклопина.
- Копепода
- Метридии, Лейкартии, Плевроммы, Онкеи, Гетерохеты.
- Усоногий
- Филлокардия
- Шизоподий
- *Nyctiphanes*, *Nematoscelis*, *Gnathophausia*, *Euphausia*, *Stylochiron*, *Boreophausia*, *Mysis*?
- Десятиногие
- Сергестес, Аристей, Гетерокарпус, Гоплофор, Акантефира, Пентахелес, Колоссендейс
- Ротоногие
- Кумацея
- Амфипода
- Isopoda
- Онихофора (Peripatus)
- Многоножки (многоножки и многоножечницы)
- Симфония
- Чилопод
- Геофилус, Сколиопланес, Орья.
- Диплопода
- Пауроподы
- *Insecta* (Насекомые)
- *Artera* (пружинохвостки)
- Липура, Амфорура, Неанура
- Прямокрылые
- Нейроптера
- *Teleganoides* и *Sænis* поденок? Термитов?
- Полукрылые
- Двукрылые (Мухи)
- Личинкиболитофилыи *Ceroplatus* *Tureофоры*?,
- Жесткокрылые (жуки)
- Пирофорус, Фотофорус, Лучиола, Лампирис, Фенгодес, Фотурис, Фотинуси др.
- Чешуекрылые
- Перепончатокрылые
- Паукообразные (пауки)
- XI. Моллюск

- Амфинеура (хитон)
- *Пелециподы* (двустворчатые моллюски)
- Протобранхия
- Филибранхия
- Псевдоламеллибранхия
- *Ес-ламеллибранхия*
- *Фолас*
- Септибранхиата
- *Гастероподы* (улитки, барвинки, слизни и т.д.)
- Прособрачиата
- *Ophisthobranchiata*
- *Филлирроз, Плокамоферус.*
- Легкое
- Скафоподия (Dentalium)
- *Головоногие моллюски* (кальмары и осьминоги)
- Тетрабранхиата
- *Десятиногая Дибрэнчиата*
- *Onychoteuthis, Chaunoteuthis, Lycoteuthis, Нематолампас, Лампадиотеутис, Эноплотеутис, Абралия, Абралиопсис, Ватасения, Анцистрохейрус, Телидиотеутис, Птеригоотеутис, Пиротеутис, Октоподотеутис?, Каллитеутис, Гистиотевтис, Бенготевтис, Гиалотевтис, Эуклеотевтис, Хиротевтис, Мастиготевтис, Кранхия, Лиокранхия, Пиргопсис, Личия, Лигуриелла, Фазматопсис, Токсеума, Мегалокранхия, Лейкокранхия, Кристаллотевтис, Фазматотеутис, Галитеутис, Кориномма, Хензениотеутис, Батомаума, Россия?, Гетеротеутис, Иридоотеутис, Сепиола, Ронделеция, Иниотеутис, Эвприм, Меланотеутис?.*
- XII. Хордовые
- Аделохорда (баланоглосс)
- *Баланоглосс, Птиходера, Глоссобаланус*
- *Урочища* (асцидии)
- *Личинка*
- *Аппендикулярий?*
- *Талиацея*
- *Salpa, Doliolum?*
- *Асцидиоз*
- *Пиросома, Фаллузия*
- Акrania (Amphioxus)
- Циклостомы (Cyclostomes)
- *Рыбы* (Fishes)
- *Эласмобранхии*

- *Центроциллиум, Шпинакс, Парацентроциллиум, Изистиус, Лемаргус, Эвпроктомикрус, Бентобатис?*
 - Голоцефалия
 - Дипной
 - Телеостоми
 - *Stomias, Chauliodus, Melanostomius, Pachystomias, Bathophilus, Dactylostomius, Malacosteus, Astronesthes, Ophozstomias, Idiacanthus, Bathylchnus, Macrostomius, Gonostoma, Cyclothone, Photichthys, Vinciguerria, Ихтиококк, Лухнополес, Диплофос, Триплофос, Валенсия, Мавроликус, Аргиропелекус, Стерноптикс, Полиипнус, Ипнопс? Neoscopelus, Миктофум, Halosausus, Ксенодермихтис? Макрурус? Photoblepharon, Anomalops, Porichthys, Leucicornus, Mixopus? Бассозетус? Онейроды, Цератии, Гигантактис, Чаунакс, Мальтопсис, Галикметус, Моноцентрис, Лампрограммус.*
 - Земноводные (лягушки, жабы, саламандры)
 - Рептилии (Змеи, Ящерицы, Черепахи)
 - Авы (Птицы)
 - Млекопитающие (Mammalia)
-

Единственными группами растительного царства, которые, как известно, производят свет, являются некоторые бактерии, некоторые грибы и динофлагелляты (*Peridineæ*), если их включать в число растений. Было описано множество различных видов фосфоресцирующих бактерий, различающихся культурными характеристиками и структурными особенностями и сгруппированных в роды, *Bacterium, Photobacterium, Bacillus, Microspira, Pseudomonas, Microsoccus* и *Vibrio*. Были применены специальные названия, указывающие на их способность производить свет, такие как *phosphorescens, phosphoreum, luminosum, lucifera* и т.д.

Все грибы, о которых определенно известно, что они производят свет, принадлежат к *базидиомицетам*, самым крупным и высокоразвитым из настоящих грибов. Люминесцентными могут быть либо сам мицелий, либо само плодовое тело, либо и то, и другое вместе.

Среди животных наиболее известными формами являются динофлагелляты; *Noctiluca*; гидроиды; медузы; гребневики; морские ручки; *Chaetopterus* и другие морские черви; дождевые черви; хрупкие звездочки; различные ракообразные; многоножки; светлячки и светлячки, личинки светлячков; *Pholas dactylus* и *Phyllirrhoë bucephala*, оба моллюска; кальмар; *Пиросома*, колониальная асцидия; и рыбы.

Все светящиеся животные относятся либо к морским, либо к наземным формам. Примеры пресноводных светящихся организмов неизвестны. Из морских форм подавляющее большинство составляют глубоководные животные, и именно у них наиболее ярко выражено развитие настоящих светящихся органов сложной природы. Многие светящиеся морские животные содержатся в планктоне, в то время как прибрежные светящиеся формы составляют меньшинство. Некоторые представители всех вышеперечисленных групп встречаются в той или иной из наших морских лабораторий, за исключением, возможно, *фолас, Филлирроэ* и

кальмаров. Хотя дождевые черви и многоножки, производящие свет, встречаются в Соединенных Штатах, они довольно редкие и редко наблюдаемые формы.

Светящимися являются не только взрослые особи, но и эмбрионы и даже яйцеклетки некоторых животных. Яйцеклетка *лампируса* излучает свет внутри яичника, и свежеснесенные яйцеклетки довольно яркие. Свет исходит не от светящегося материала светящегося органа, прилипающего к яйцеклетке во время ее снесения, а изнутри самой яйцеклетки. *Яйца пиропоров* также светящиеся. Стадии сегментации *гребневилов* светятся при стимуляции, как отметили Оллман (1862), Агассис (1874) и Питерс (1905), но сами яйца не светятся. *Личинки шизопод* (Trojan, 1907), *веслоногие науплии* (Giesbrecht, 1895), *личинки Chætopterus* (Enders, 1909) и хрупкая звезда *plutei* (Mangold, 1907) также излучают свет.

Очевидно, что в распределении люминесценции по всему растительному или животному царству нет никакой логики или причины. Это похоже на то, как если бы различные группы были написаны на доске и поверх названий была брошена горсть песка. Там, где каждая песчинка соприкасается, появляется светящийся вид. В *очистные* сооружения поступило больше всего песка. Люминесценция более распространена в этом типе и более характерна для группы в целом, чем для любого другого. Среди членистоногих светящиеся формы встречаются то тут, то там в совершенно неродственных группах. Из моллюсков, исключая головоногих, известны только два светящихся вида. Несколько *типов* вообще не содержат светящихся форм. Это экстраординарный факт, что один вид в роде может быть светящимся, а другой близкородственный вид не содержит и следа светимости. По-видимому, не было развития светимости по прямым эволюционным линиям, хотя среди форм с высокоразвитыми светящимися органами можно проследить более или менее определенный ряд градаций с возрастающей структурной сложностью.

Хотя прилагаемый список родов luminous стремится быть достаточно полным, в нем, без сомнения, есть упущения и некоторые неточности. Любой, кто когда-либо пытался определить, какое животное ответственно за случайные вспышки света, наблюдаемые при взбалтывании практически любого образца морской воды, поймет, как трудно обнаружить светящуюся форму среди множества несветящихся, особенно если животное микроскопического размера. Поэтому неудивительно, что в литературе по данному вопросу можно найти много ложных сообщений о светящихся животных, и мы не можем быть слишком осторожны, принимая за светящийся описанный случай. Трудность заключается главным образом в том факте, что все светящиеся организмы, за исключением бактерий, грибов и нескольких рыб, вспыхивают только при стимуляции, и, хотя увидеть вспышку достаточно легко, животное теряется между вспышками. Единственный безопасный способ обнаружить светящиеся организмы - добавить немного аммиака в морскую воду. Это медленно убивает организмы и заставляет любые светящиеся формы светиться устойчивым, непрерывным светом в течение некоторого времени, состояние, сопровождающее смерть животного. Однако не все наблюдатели следовали этому методу. Всегда нужно быть начеку, чтобы не спутать свет, исходящий от предполагаемой светящейся формы, со светом, исходящим от действительно светящихся организмов, живущих на ней. В настоящее время известно, что зарегистрированные случаи свечения среди морских водорослей обусловлены гидроидами или одноклеточными организмами, обитающими на водорослях.

Мы также знаем, что многие несветящиеся формы могут быть заражены светящимися бактериями не только после смерти, но и при жизни, так что их свечение носит чисто вторичный характер. Джарду и Биллету (1889-90) удалось инокулировать множество различных видов амфиподовых ракообразных (*Talitrus*, *Orchestia*, *Ligia*) и равноногих ракообразных (*Porcellio*, *Philosophia*) светящимися бактериями, в некоторых случаях передавая инфекцию от одного к другому через девять особей. Достаточно любопытно, что бактерия не выделяла свет на искусственных питательных средах, но выделяла при росте в теле ракообразных, которые были убиты инфекцией примерно через семь дней. Виды *Talitrus* и *Orchestia* можно было бы легко принять за по-настоящему ярких животных, если бы не было тщательного исследования.

Тарчанов (Tarchanoff, 1901) ввел светящиеся бактерии в спинной лимфатический мешок лягушек, в результате чего животные продолжали светиться в течение трех-четырех дней, особенно в области языка. Помню, однажды, собирая светящихся жуков на Кубе, я был поражен, обнаружив светящуюся лягушку. Ожидая, что это животное вызовет большой интерес, я исследовал его дальше только для того, чтобы обнаружить, что лягушка только что плотно поужинала светлячками, свет которых проникал через брюшко со значительной интенсивностью.

Заражение светящимися бактериями особенно вероятно у любого мертвого морского животного. Мякоть является отличной питательной средой. Я видел несветящиеся виды кальмаров, недавно убитых, покрытых крошечными растущими колониями, расположенными довольно равномерно, так что они очень напоминают светящиеся виды, чей свет ограничен рассеянными световыми органами по поверхности тела.

Действительно, Пьерантони (1918) довел эту идею до крайности. Он считает, что в светящихся органах светлячков, головоногих моллюсков и *пирсомы* встречаются светящиеся симбиотические бактерии, которые отвечают за свет этих животных, и он утверждает, что в случае головоногих моллюсков и *пирсомы* ему удалось выделить их в чистой культуре на искусственных питательных средах. Он считает, что у светлячков их можно увидеть, но не вырастить, а у светящихся животных, где не видно видимых бактериоподобных структур, мы имеем дело с ультрамикроскопическими светящимися бактериями, подобными патогенным формам, которые предположительно присутствуют в фильтруемых вирусах. Хотя предположение о существовании ультрамикроскопических организмов делает опровержение взглядов Пьерантони несколько опасной задачей, никто не может отрицать, что даже ультрамикроскопический организм погибнет при кипячении с 20-процентной концентрацией. (по массе) HCl в течение 6 часов. Как мы увидим, светящийся материал *Cypridina*, ракообразного-остракода, может выдержать такое длительное кипячение в сильной кислоте. Свет, по крайней мере, у одного животного, и я полагаю, что у многих других тоже, не может быть вызван каким-либо симбиотическим организмом.

Помимо этих случаев, когда свет действительно генерируется, но не является первичным, не производится самим животным, существует множество форм, поверхность которых устроена таким образом, что создает интерференционные цвета. Это верно во многих случаях для птиц и бабочек, чьи перья и чешуя переливаются. Некоторые из них были ошибочно описаны как светящиеся. Возможно, наиболее известным случаем среди водных животных является *Sapphirina*, морской веслоногий моллюск, обитающий на поверхности моря, и особенно вероятно, что его собирают вместе с другими светящимися формами. Его кутикула настолько

изрезана тонкими линиями, что преломляет свет и вспыхивает при движении, как огненный опал. Излишне говорить, что в абсолютно темной комнате от этого животного не исходит ни малейшего следа света.

Часто предполагалось, что глаз кошки или других животных светящийся. Можно также увидеть, что глаза мотылька, когда он летает вокруг пламени, светятся, как огненные бусинки. Однако оба эти случая являются чисто отражательными явлениями и обусловлены отражением от глаза света, поступившего из какого-либо внешнего источника. Правильное объяснение было дано Прево в 1810 году. Глаз любого животного совершенно невидим в абсолютной темноте. То же объяснение применимо к мху, *Schistostega*, который обитает в тускло освещенных местах и клетки которого имеют почти сферическую форму, устроенную как линза, чтобы преломлять свет и конденсировать его на хлоропластах в нижней части клеток. Часть этого света снова отражается от клеток и создает видимость собственного свечения. Водоросль, *Chromophyton rosanoffii*, является еще одним примером видимой яркости, обусловленной отражением от почти сферических клеток.

Известно несколько световых явлений, которые не имеют ничего общего с живыми организмами. Самый распространенный из них - огонь Святого Эльма ("корпозанты" английских моряков), свечение, сопровождающее медленный кистевой разряд электричества, которое проявляется в виде луча света на мачтах кораблей, шпилях церквей или даже на пальцах руки. Это лучше всего видно зимой во время и после снежных бурь и представляет собой чисто электрическое явление.

Менее известен *фатальный огонь* (Блуждающий огонек, Фонарь-Попрыгунчик), огонь, наблюдаемый над болотами и стоячими лужами, проявляющийся в виде бледно-голубоватого пламени, которое может быть неподвижным или подвижным, постоянным или прерывистым. Это явление настолько необычно, что его природа до конца не изучена, но считается, что оно является результатом горения *фосфина* ($\text{PH}_3 + \text{P}_2\text{H}_4$), самовоспламеняющегося газа, образующегося каким-либо образом в результате разложения органического вещества в болоте. Трудность этого объяснения заключается в том, что фосфин не известен как продукт разложения организованной материи. Метан (CH_4), хорошо известный продукт разложения органических веществ, в изобилии образующийся на болотах, горит бледно-голубоватым пламенем, и некоторые считают, что *Фатальное возгорание* является результатом действия этого газа. Поскольку метан не является самовоспламеняющимся веществом, остается трудность объяснить, как он загорается. Хотя это все еще остается загадкой, возможно, что этот свет также имеет электрическое происхождение или что в некоторых случаях наблюдались большие скопления светящихся грибов.

Мерцание цветов, особенно красного или оранжевого цвета, таких как мак, которое многие наблюдатели заметили в сумерки, является чисто субъективным явлением из-за формирования остаточных изображений в глазах, частично адаптированных к темноте. Это мерцание, впервые замеченное дочерью Линнея, никогда не наблюдается в полной темноте или в прямом поле зрения, а только в непрямом поле, например, при взгляде сбоку на растение.

Зарегистрировано несколько случаев светимости, связанных с самим человеком. (См. Хеллер, 1854). До появления асептической хирургии раны часто заражались светящимися бактериями и светились ночью. Старые хирурги даже предполагали, что светящиеся раны более склонны к заживлению должным образом, чем несветящиеся. Мы знаем, что светящиеся бактерии

являются непатогенными, безвредными организмами, и присутствие этих форм даже на мертвой рыбе или мясе никогда не сопровождает гниение, а всегда предшествует ему. Как записал Роберт Бойл, употребление светящегося мяса не принесло никакого вреда, если только оно не было заражено патогенными формами.

Было отмечено несколько случаев появления светящихся людей, у которых источником света была кожа, особенно если человек сильно потел. Возможно, что здесь мы снова имеем дело со светящимися бактериями, образующимися при скоплении веществ, выделяемых с потом, который служит питательной средой.

В более старой литературе также зарегистрированы случаи светящейся мочи, когда моча при свежем мочеиспускании была светящейся. Если эти наблюдения верны и в них, возможно, можно усомниться, то в настоящее время мы не уверены в причине появления света. Бактериальные инфекции мочевого пузыря не являются чем-то невероятным, хотя светящиеся бактерии в значительной степени аэробны и не могли бы процветать в анаэробных условиях. Исходя из моих собственных экспериментов, я могу утверждать, что светящиеся бактерии будут жить в обычной человеческой моче, но не очень хорошо. При белковой моче очень вероятно, что они будут жить лучше, и вполне возможно, что светящиеся выделения из мочи, о которых сообщалось, являются результатом светящейся бактериальной инфекции. С другой стороны, свет может быть чисто химическим, вызванным окислением какого-либо соединения, аномального не полностью окисленного продукта обмена веществ, который самопроизвольно окисляется в воздухе. Мы знаем, что иногда возникают такие нарушения обмена веществ, как *приалкаптоноурии*, когда гомогентистовая кислота выделяется с мочой и при контакте с воздухом быстро окисляется до темно-коричневого вещества. Однако никогда не сообщалось, что свет сопровождает окисление гомогентистиновой кислоты, хотя он действительно сопровождает окисление некоторых других органических соединений. (См. Главу II.)

Наконец, мы можем задаться вопросом, в какой степени светящиеся животные могут быть использованы человеком. Не принимая во внимание использование тропических светлячков для украшения туземцами Вест-Индии и Южной Америки и использование в качестве приманки при рыбной ловле светящегося органа рыбы, *фотоблефарона*, жителями островов Банда, мы обнаруживаем, что светящиеся бактерии представляют ценность для определенных лабораторных целей.

Все эти методы принадлежат Бейеринку (1889, 1902). Он, например, использовал светящиеся бактерии для тестирования бактериальных фильтров. Если в фильтре есть трещина, бактерии пройдут через нее, и в результате получится светящийся фильтрат, но идеальный фильтр не пропускает никакие организмы и дает темный фильтрат.

Светящиеся бактерии также очень чувствительны к кислороду и перестают светиться в его отсутствие. Смешивая светящиеся бактерии с эмульсией хлоропластов (из листьев клевера) в темноте, позволяя бактериям использовать весь кислород, а затем подвергая смесь воздействию света различных цветов, можно было изучить влияние различных длин волн на фотосинтез. Бактерии люминесцируют, только если на хлоропласты воздействует цвет в спектре, который разлагает CO_2 с выделением кислорода, и когда этот кислород израсходован бактериями, трубка снова становится темной. Бейеринк также разработал метод тестирования на мальтозу и диастазу с помощью светящихся бактерий, основанный на том факте, что

определенная форма, *Photobacterium phosphorescens*, будет излучать свет только в присутствии мальтозы или диастазы, которая образует мальтозу из крахмала.

Хотя Дюбуа и Молиш оба подготовили "бактериальные лампы" и хотя было высказано предположение, что этот метод освещения может быть полезен в пороховых складах, где любой вид пламени слишком опасен, кажется, по меньшей мере сомнительным, можно ли когда-либо использовать светящиеся бактерии для освещения. Возможно, можно было бы использовать другие формы, но бактерии производят слишком слабый свет для любых практических целей. История науки учит, что никогда не следует говорить, что что-либо невозможно. Очень маловероятно, что какое-либо светящееся животное можно использовать для практического освещения, но нет никаких причин, по которым мы не могли бы изучить метод светлячка. Тогда мы, возможно, сможем сделать еще один шаг вперед и разработать действительно эффективный источник света в аналогичном направлении. Насколько успешным было наше расследование "тайны светлячка", можно узнать из следующих страниц.

ГЛАВА II ЛЮМИНЕСЦЕНЦИЯ И НАКАЛИВАНИЯ

Современная физическая теория предполагает, что свет - это последовательность волновых импульсов в эфире, вызванных вибрирующими электронами. Свет, к которому мы больше всего привыкли — солнечный, электрический, газовый и т.д., — возникает из-за электрических явлений, более или менее непосредственно связанных с высокой температурой источника света. Каждое твердое тело с температурой выше абсолютного нуля испускает волны разной длины (λ) и частоты (ν), но с одинаковой скоростью (v) в вакууме - 180 000 миль, или 300 000 километров в секунду. На самом деле, $(\text{константа}) = \lambda \nu$, так что необходимо только обозначить длину волны, чтобы охарактеризовать волны. Это лучистая энергия или лучистый поток.

Как всем известно, длинные волны, испускаемые в наибольшем количестве объектами при сравнительно низких температурах, создают ощущение тепла. По мере повышения температуры, в дополнение к этим более длинным тепловым волнам, выделяются волны все более короткой длины в достаточном количестве, чтобы их можно было обнаружить. При температуре 525 °C лучи длиной около $\lambda = 76$ мкм видны глазу только в виде слабого красного свечения. По мере повышения температуры становятся заметны еще более короткие длины волн, и свет меняется на темно-красный (700°), вишнево-красный (900 °), темно-желтый (1100 °), ярко-желтый (1200 °), раскаленный добела (1300 °) и сине-белый (1400 ° и выше). Выше $\lambda = .4\mu$ волны снова не воздействуют на наш глаз, и, хотя они очень активны в производстве химических изменений, у нас нет органов чувств для их восприятия. Таким образом, раскаленный добела объект выделяет лучистую энергию или поток множества различных длин волн, соответствующий тому, что мы знаем как "тепло, свет и актинические лучи". Все это может быть рассеяно призмами из того или иного подходящего материала с образованием широкого непрерывного спектра, такого, как показано на [фиг. 1](#). Энергия излучения от $\lambda = 76$ мкм до $\lambda = .4$ мкм, оцениваемая в соответствии с ее способностью создавать ощущение света, называется видимым излучением или световым потоком.

Ниже инфракрасного диапазона находится область длины волны, еще не исследованная, а за ней могут располагаться электрические волны Герца большой длины, используемые в

беспроводной телеграфии. За ультрафиолетовым излучением находится еще одна область, еще не исследованная, а затем рентгеновские лучи (X-rays) и лучи радия с чрезвычайно короткой длиной волны. Эти последние типы не должны нас интересовать, за исключением того, что мы можем позже выяснить, испускаются ли они светящимися животными. Самые короткие из ультрафиолетовых лучей известны как лучи Шумана и Лаймана. Эти соотношения приведены втаблице 2.

ТАБЛИЦА 2.

Длины волн различных видов излучения

Длины световых волн обычно указываются в Ангстремах. Один микрон (μ) = 0,001 мм. = 1000 миллимикрон ($\mu\mu$) = 10000 единиц Ангстрем ($\text{\AA}$) или десятые метра = 10^{-10} метров или 10^{-8} сантиметров. Вся шкала длин волн простирается от 10^6 до 10^{-9} сантиметров.

Электрические волны Герца (верхний предел не достигнут) высотой от 12 км до 0,16 см.

Неисследованный регион	.от 16 см до 310 мкм
Инфракрасный	от 310 до 76 мкм
Видимый свет	от 7600 до 4000
Ультрафиолетовый	от 4000 до 320
Неисследованная область	от 320 до 12
Рентгеновские лучи	от 12 до 0,2
Гамма-лучи радия	0,2 $\text{\AA}$ и короче

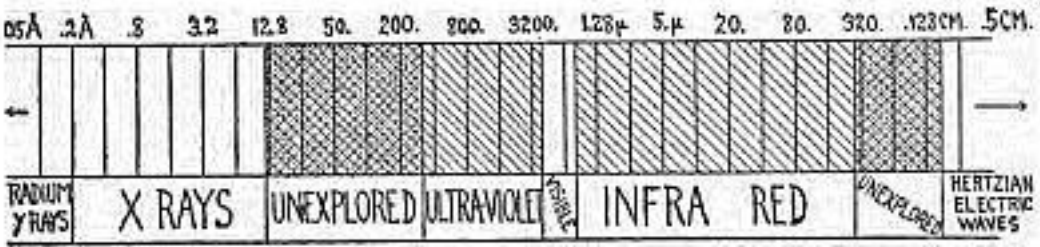


Рис. 1. Схематическое изображение различных типов излучения с образованием широкого непрерывного спектра.

Общая энергия излучения, испускаемая телом, зависит от его температуры, и для идеального излучателя, или того, что известно как абсолютно черное тело, общее излучение изменяется в четвертой степени от абсолютной температуры, T . (Закон Стефана-Больцмана). Энергия излучения, излучаемая при разных длинах волн, неодинакова, но при одной конкретной длине волны ($\lambda_{\text{макс.}}$) излучается больше энергии, чем при более длинных или более коротких, в зависимости также от температуры. Если различные волны каким-либо образом перехватываются, их относительная энергия может быть измерена соответствующим прибором и могут быть построены кривые спектральной энергии, показывающие распределение энергии по всему спектру. На рис. 2 приведены некоторые из кривых, и следует отметить, что максимум

смещается в сторону более коротких волн, чем выше температура. Фактически, для черного тела $\lambda_{\text{макс.}} \times T = 2890$, а при 5000°C (примерно при температуре солнца) $\lambda_{\text{макс.}}$ лежит в пределах видимого спектра. В газовых или электрических лампах он находится в инфракрасной области. Площадь, охватываемая этими спектральными энергетическими кривыми, представляет собой общую излучаемую энергию, и, зная это, а также площадь, охватываемую кривой видимого излучения, легко определить, насколько эффективен источник света как тело, производящее свет. Мы более подробно рассмотрим этот вопрос в главе III, рассматривая эффективность светлячка как источника света.

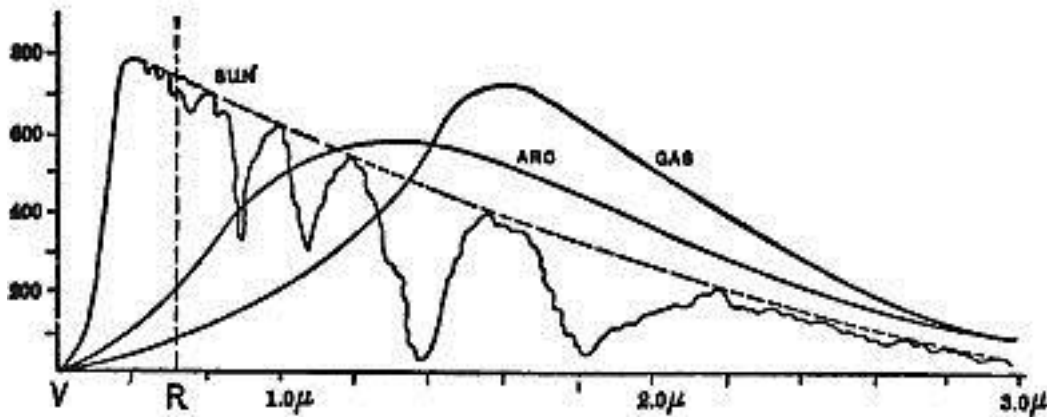


Рис. 2. Распределение энергии по всему спектру солнца, электрической дуги и газового излучения (по Николсу и Франклину). Ординаты показывают относительную интенсивность излучаемых волн различной длины. Выемки на кривой представляют полосы поглощения, а пунктирная линия показывает, каким было бы излучение солнца, если бы не происходило избирательного поглощения. V = фиолетовый и R = красный конец видимого спектра. (Предоставлено компанией Macmillan Co.)

Тело, которое излучает свет из-за своей (высокой) температуры, называется раскаленным добела, и мы говорим о температурном излучении. Однако нам известно о многих случаях, когда вещества излучают свет при температурах намного ниже 525°C . Они не подчиняются закону Стефана-Больцмана. Излучение света стимулируется какими-либо другими средствами, помимо тепла. О таких телах мы говорим как *люминесцентных*, и к этой категории относятся все светящиеся животные. Различие между светом и люминесценцией впервые было указано Видеманом (1888). Обычно люминесцентные лампы в зависимости от способа возбуждения света подразделяют на следующие группы:

- Термолюминесценция
- Фосфоресценция и флуоресценция
- Фотолюминесценция
- Като�люминесценция
- Ано�люминесценция
- Радиолюминесценция
- Триболюминесценция и пьезолюминесценция
- Кристаллолюминесценция
- Хемилюминесценция

Свечение, которое появляется в вакуумной трубке при пропускании через нее электрического тока, иногда называют *электролюминесценцией*. Поскольку электролюминесценция и термолюминесценция на самом деле являются частными случаями фосфоресценции или флуоресценции, а трибо- и кристаллолюминесценция тесно связаны, достоинство классификации состоит только в том, что в ней подчеркиваются средства получения света. Давайте рассмотрим каждый вид по очереди, чтобы мы могли отнести свет животных, *органолюминесценцию* или *биолюминесценцию* (или *биофотогенез*), к одному из этих классов. Все это примеры "холодного света", света, производимого при температуре намного ниже той, которая наблюдается в раскаленных твердых телах. В эту категорию следует отнести также излучение солей в пламени бунзена, поскольку спектры пламени и линейчатые спектры в целом, хотя и получаются только при относительно высоких температурах, не следует путать с чисто температурным излучением раскаленных частиц углерода в газе или свете свечи. Натриевое или литиевое пламя и т.д. Не является простой функцией температуры, и о нем говорят как о люминесценции, *пиролюминесценции*. Поскольку люминесценция организмов никоим образом не может рассматриваться как пиролюминесценция, возникающая при температурах, намного превышающих совместимые с жизнью, рассмотрение этой формы люминесценции будет опущено. Известны некоторые другие низкотемпературные языки пламени, такие как пламя CS_2 в воздухе, насыщенном ультрафиолетовыми лучами, несмотря на его относительно низкую температуру. Хотя они представляют интерес для физиков и химиков, они не могут иметь прямого отношения к люминесценции животных, и их рассмотрение также будет опущено. (См. Бэнкрофт и Вайзер, 1914-1915.)

Термолюминесценция.—Некоторые вещества начинают излучать свет с более короткой длиной волны, чем красный, значительно ниже 525° . Это термолюминесценция. Примерами являются алмаз, мрамор и флюорит. Только определенные разновидности флюорита хорошо демонстрируют это явление. Кристалл одной из этих разновидностей, нагретый в пламени бунзена на железной ложке, будет излучать белый свет задолго до того, как на утюге появятся какие-либо следы покраснения. Другие кристаллы могут светиться в горячей воде. В целом, это свечение зависит от предыдущего освещения или излучения кристалла. При длительном хранении в темноте при температуре флюорита 100° не появляется никаких следов свечения, но после кратковременного воздействия света лампы накаливания, хотя при комнатной температуре во флюорите не наблюдается свечения, при 100° появляется довольно яркое свечение. Кальций, барий, стронций, магний и другие сульфаты, содержащие следы сульфата марганца, демонстрируют аналогичное явление после воздействия катодных лучей (Видеманн и Шмидт, 1895 b). Они излучают свет во время бомбардировки, но это вскоре прекращается, когда лучи отсекаются. Если сульфаты теперь нагреть, они излучают свет, красный в случае $\text{MgSO}_4 + \text{MnSO}_4$, зеленый в случае $\text{CaSO}_4 + \text{MnSO}_4$. Способность излучать свет при нагревании может сохраняться в течение нескольких месяцев после воздействия катодных лучей. Испускание света телами после предыдущего освещения или радиации называется *фосфоресценцией* и будет рассмотрено ниже. Казалось бы, случаи термолюминесценции, с которыми мы знакомы, на самом деле являются случаями фосфоресценции, усиливающейся при повышении температуры. Спектр термолюминесцентных тел также аналогичен спектру фосфоресцирующих тел. (См. [рис. 3.](#)) Однако не все фосфоресцирующие материалы также являются термолюминесцентными. Производство света животными - явление, совершенно отличное от термолюминесценции.

Фосфоресценция и флуоресценция.—Хотя слово "фосфоресценция" использовалось в очень широком смысле для обозначения всех видов люминесценции, и особенно люминесценции фосфора или светящихся животных, для физика оно имеет вполне определенное значение, а именно, поглощение лучистой энергии веществами, которые впоследствии выделяют ее в виде света. Фосфоресценция не относится строго к свету белого фосфора. Если излучаемая энергия представляет собой свет (видимый или ультрафиолетовый), мы говорим о *фотолюминесценции*, если катодные лучи, мы имеем *катодолюминесценцию*, если анодные лучи, то *анодолюминесценцию*, и если рентгеновские лучи (рентгеновские лучи), мы имеем *радиолюминесценцию*. Поскольку α , β и γ -лучи радия соответствуют анодному, катодному и рентгеновскому излучению соответственно, излучение радия также вызывает люминесценцию во многих видах материалов. Если материал испускает свет только в течение времени его излучения, мы говорим о флуоресценции; если свет сохраняется, мы говорим о фосфоресценции. Различие, возможно, чисто условное, поскольку существует очень много веществ, которые излучают свет лишь в течение доли секунды (в некоторых случаях 1/5000 секунды) после облучения (*фотолюминесценция*). Некоторые вещества, которые флуоресцируют при обычных температурах, также будут фосфоресцировать при низких температурах. Фосфоресценцию проявляют в основном твердые вещества, флуоресценцию также проявляют жидкости и пары.

Для наблюдения кратковременного свечения необходимо использовать специальные средства. Э. Беккерель изобрел для этого прибор - *фосфорескоп*. Он состоит из вращающихся дисков с отверстиями в них, между которыми помещается исследуемый объект. Отверстия расположены таким образом, что объект сначала освещается, а затем полностью отрезается от света. Наблюдатель, смотрящий на него через другое отверстие, видит его в тот момент, когда оно не освещено, и, таким образом, может определить, фосфоресцирует ли оно. Определяя скорость вращения дисков, легко рассчитать, как долго сохраняется фосфоресценция.

В то время как относительно небольшое количество твердых веществ фосфоресцирует после воздействия света при обычной температуре, большое их количество приобретает это свойство при температуре жидкого воздуха. В список включены такие биологические продукты, как мочевины, салициловая кислота, крахмал, клей и яичная скорлупа. Температура также влияет на длину волны и, следовательно, на цвет испускаемого света. Обычно чем выше температура, тем короче длина волны, но в случае некоторых тел (SRS) длина волны становится длиннее при более высокой температуре.

Наиболее известными случаями фосфоресценции, которые происходят при комнатной температуре, и группой, к которой обычно применяется слово "фосфоресценция", являются случаи щелочноземельных сульфидов (BaS , CaS , SrS) и ZnS . Итальянец Виченцо Каскариоло, как говорят, обнаружил болонский камень (BaSO_4), который при прокаливании с древесным углем давал нечистый фосфоресцирующий BaS или *соляную лазурит*. Кантонский фосфор (CaS) позже был приготовлен "путем нагревания смеси из трех частей просеянных кальцинированных устричных раковин с одной частью серы на сильном огне в течение одного часа". Хьюм называл его "световым магнитом Кантона" из-за его способности притягивать и поглощать свет. Чистые сульфиды не обладают этим свойством. Фосфоресцировать сульфид будет только при наличии небольших количеств какого-либо другого металла, такого как Cu , Pb , Ag , Zn , Sb , Ni , Bi или Mn . Часто бывает достаточно одной части примеси на миллион. Такие смеси вместе с потоком Na_2SO_4 , $\text{Li}_3(\text{PO}_4)_2$ или какой-либо другой легкоплавкой соли образуют "люминофор".

"Люминофор" на самом деле является примером твердого раствора и является основой некоторых видов светящихся красок.

Интенсивность и продолжительность фосфоресцирующего света зависят главным образом от природы возбуждающих лучей, цвет - главным образом от присутствующей примеси, но щелочноземельный металл также оказывает влияние. Повышение температуры увеличивает интенсивность, но уменьшает продолжительность, так что общее количество излучаемого света остается примерно постоянным при различных температурах.

Спектр большинства фосфоресцирующих веществ состоит из одной или нескольких непрерывных полос, имеющих максимумы при различных длинах волн. В свете, падающем на фосфоресцирующее вещество, также присутствуют полосы световых лучей, которые поглощаются и длины волн которых более эффективны для стимулирования фосфоресценции, чем другие. Эти полосы в фосфоресцирующем свете обычно имеют большую длину волны, чем полосы в свете, который возбуждает фосфоресценцию. Этот факт известен как Закон Стокса, но было обнаружено, что он не является универсально верным. Достаточно любопытно, что красные и инфракрасные лучи обладают способностью подавлять фосфоресценцию после кратковременного увеличения яркости, и для определения того, испускаются ли инфракрасные лучи при свете светлячка, использовались фосфоресцирующие материалы. Айвз (1910) показал, что инфракрасное излучение не обладает способностью гасить свет светлячка, как это делает фосфоресцирующий свет сидотовой обманки (ZnS), один факт, указывающий на то, что свет светлячка не обусловлен фосфоресценцией. Рис. 3 представляет собой воспроизведение фотографии спектра фосфоресценции ZnS.

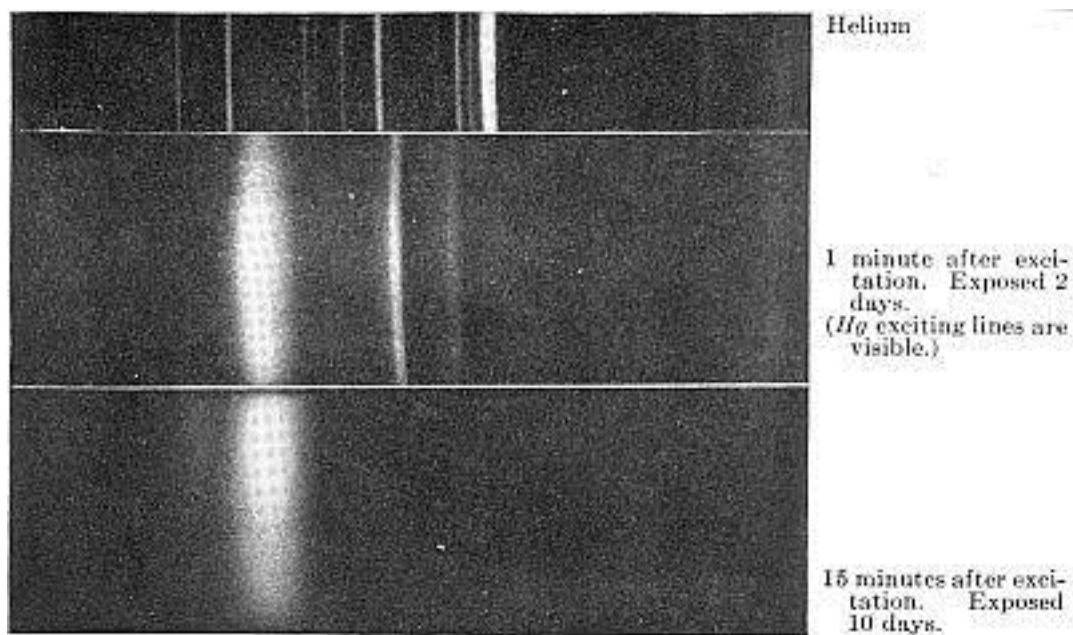


Рис. 3. Спектр фосфоресценции сульфида цинка (по Айвзу и Лакишу). Фотографии были сделаны специальным устройством через одну минуту (посередине) и пятнадцать минут (внизу) после воздействия света ртутной дуги и сравнены со спектром гелия (вверху). На средней фотографии видны линии возбуждения ртутью. Следует отметить, что узкая полоса фосфоресцирующего света не меняет своего положения во время затухания фосфоресценции.

Другие факты показывают, что свет светящихся животных ни в коем случае не является фосфоресценцией и совершенно независим от предыдущего освещения животного. Светящиеся баклажанытерии будут продолжать светиться, хотя их выращивают в темноте в течение многих недель. Действительно, сильный свет оказывает бактерицидное действие на эти формы, аналогичное действию на обычные бактерии. На некоторые морские формы свет оказывает ингибирующее действие. Они теряют свою силу свечения в течение дня и восстанавливают ее только в сумерках или при хранении в темноте в течение некоторого времени. Действительно, обычный свет никогда не вызывает люминесценции в том же смысле, в каком он вызывает фосфоресценцию CaS .

Флуоресценция наиболее эффективно возбуждается катодными лучами вакуумной трубки. Они не только вызывают свечение остаточного газа в трубке (*электролюминесценция*), по которому за их траекторией можно проследить глазом, но и яркую флуоресценцию стеклянных стенок трубки, желто-зеленую при использовании натриевого стекла, сине-зеленую при использовании свинцового и литиевого стекла. LiCl_2 на пути катодных лучей испускает синий свет; на пути анодных лучей - красный; NaCl - синюю катодолюминесценцию и желтую анодолюминесценцию. Спектр последнего представляет собой линейчатый спектр Li или Na , показывающий характерные красные или желтые линии, подобные тем, которые наблюдаются там, где Li или Na удерживаются в пламени бунзена. Спектр солей при возбуждении катодными лучами представляет собой короткий непрерывный спектр в синей области. Спектры флуоресценции, как правило, имеют такую природу и состоят из коротких полос света в одной или нескольких областях.

Алмазы, рубины и многие минералы ярко флуоресцируют на пути катодных лучей. Некоторые образцы флюорита (CaF_2) особенно хорошо демонстрируют это явление, отсюда и название *флуоресценция*. Для получения видимых рентгеновских лучей часто используются флуоресцентные экраны из платиноцианида бария, виллемита (Zn_2SiO_4), смеси Сидота (ZnS) или шеелита (вольфрамата Ca). Светящейся краской, наиболее используемой в настоящее время, является ZnS , содержащая небольшое количество соли радия. Постоянно испускаемые лучи радия вызывают устойчивую флуоресценцию ZnS . Действительно, если рассмотреть краску на стрелках часов с помощью объектива, то можно отчетливо увидеть вспышку света от воздействия альфа-частиц на ZnS , как в *спинтарископе*.

Некоторые ткани и жидкости животных, особенно хрусталик глаза, будут люминесцировать на пути лучей радия, как показали эксперименты Экснера (1903), но нет никаких доказательств того, что светящиеся животные особенно активны в этом отношении. Ультрафиолетовые лучи оказывают такое же действие.

Светящийся материал практически всех светящихся форм при достаточно быстром высушивании может быть получен в виде сухого порошка, который будет излучать свет при увлажнении водой. Кобленц (1912) подвергал этот сухой материал воздействию света, ультрафиолетовой искры и рентгеновских лучей, и ни в одном случае не наблюдалось фосфоресценции или флуоресценции. Я исследовал действие радия на свет *Cypridina*. Не было обнаружено усиливающего или уменьшающего эффекта двадцати миллиграммов радия (вероятно, бромида) на светящийся раствор *материала Cypridina*, также не было возбуждено фосфоресценции или флуоресценции в несветящемся экстракте животного. Мы должны

сделать вывод, что свет животных не является флуоресценцией какого-либо вещества, вызванной излучением, производимым самими животными.

Многие растворы проявляют флуоресценцию при сильном освещении. Это особенно заметно в сульфате хинина, минеральных маслах, эозине, флуоресцеине, эскулине, родамине, хлорофилле и др. Флуоресценция эозина в 10^{-8} граммах на кубический сантиметр видна при дневном свете и в 10^{-15} граммах на кубический сантиметр в луче дуговой лампы. Трудно осознать, что голубоватая флуоресценция сульфата хинина на самом деле является излучением, а не отражением света. Но пробирка с раствором сульфата хинина, находящаяся в ультрафиолетовой области спектра, будет светиться бледно-голубым светом, хотя она не освещается никакими лучами, видимыми нашим глазом. По этому поводу Стоукс, которому обязано слово "флуоресценция" и большая часть наших знаний по этому предмету, говорит: "Безусловно, было любопытным зрелищем наблюдать, как пробирка" (содержащая раствор сульфата хинина) "мгновенно загоралась, когда ее погружали в невидимые лучи; это была буквально "видимая тьма". Сульфат хинина поглощает ультрафиолетовое излучение, превращая эти лучи в видимые синие. Его спектр является коротким непрерывным. Большинство флуоресцентных веществ преобразуют короткие волны в более длинные (закон Стокса), но некоторые могут вызывать обратное изменение.

Вещество, флуоресцирующее в растворе, было обнаружено у нескольких светящихся животных, в частности у нескольких видов светлячков, а также у несветящегося жука. Он называется *пирофорином* или *люцифересцеином*. Дюбуа (1886) приписал пирофору способность поглощать невидимые лучи и преобразовывать их в видимые, таким образом увеличивая освещенность животного. То, что это не так, было показано работой Кобленца (1909). Он сфотографировал спектр света светлячка и флуоресцентный спектр люцифересцеина. Последнее почти дополняет первое (см. [рис. 4](#)) и никаких следов флуоресцентного спектра не появляется в спектре света светлячка. Макдермотт (1911 а) изучил свойства люцифересцеина и рассматривает его просто как побочный материал, обнаруживаемый у многих животных из семейства *лампиридовых* (в некоторых несветящихся формах) и не имеющий никакой связи с производством света. Небольшое содержание щелочи обычно усиливается, а кислота подавляет флуоресценцию растворов.

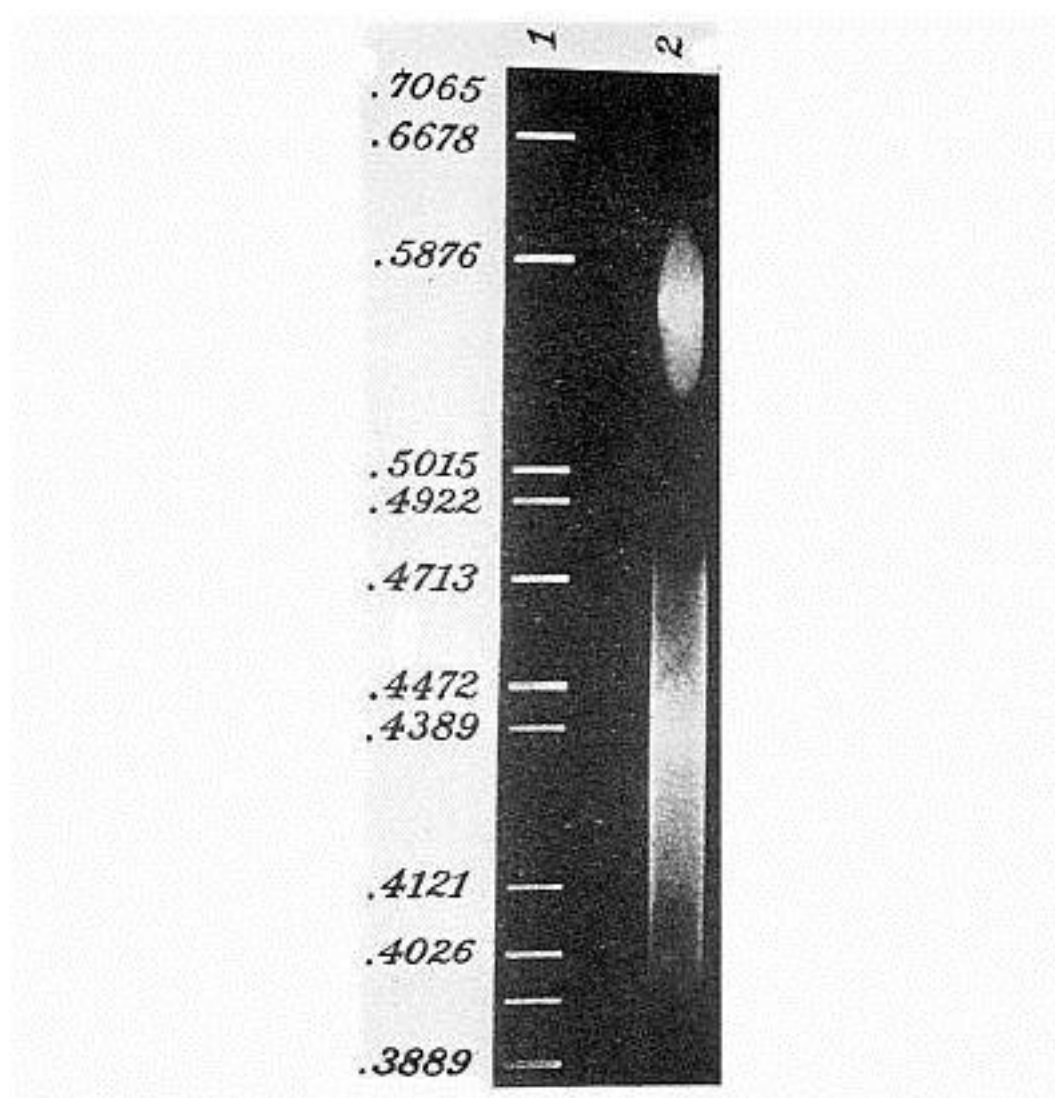


Рис. 4. Спектр флуоресцентного вещества, обнаруженного у светлячков ниже (2), и свечения светлячков выше (2) по сравнению с гелиевой вакуумной трубкой (1) (по Кобленцу).

Триболюминесценция и пьезолюминесценция.—В этом разделе сгруппирован ряд световых явлений, которые на первый взгляд могут показаться электрическими по своей природе, но на самом деле таковыми не являются. Свет генерируется встряхиванием, трением или дроблением кристаллов, и только кристаллические тела, по-видимому, проявляют *триболюминесценцию* или *пьезолюминесценцию*. Ярким примером является случай с нитратом урана. Легкого перемешивания кристаллов достаточно, чтобы испускать искры света, которые очень напоминают мерцание динофлагеллят при взбалтывании морской воды, содержащей этих животных. Если фосфор Ромберга, представляющий собой плавленый CaCl_2 , натереть на рукав, он загорается зеленоватым светом. Растертые вместе комочки тростникового сахара будут светиться. Кристаллы сахарина также загораются при встряхивании, и Поуп (1899) обнаружил, что голубоватый свет сахарина был достаточно ярким, чтобы быть видимым в комнате днем. Он появлялся только из нечистых кристаллов и свежекристаллических образцов. Было обнаружено, что и другие кристаллы со временем теряют свою способность светиться.

Среди биологических веществ триболюминесценцию проявляют тростниковый сахар, молочный сахар, маннит, гиппуровая кислота, аспарагин, *r*-винная кислота, *l*-яблочная кислота, ванилин, кокаин, атропин, бензойная кислота и многие другие. Длинный список приведен Чугаеффом (1901), Трауцем (1905) и Гернесом (1905). Спектр короткий, непрерывный, излучаемые волны зависят от типа кристалла. Таким образом, цвет света варьируется у различных производных сантонина от желтого до зеленого. В сахарине он синего цвета.

Хотя свет, производимый некоторыми живыми организмами, напоминает триболюминесценцию в том смысле, что он может быть вызван трением или встряхиванием животных, на самом деле он принципиально отличается, поскольку зависит от присутствия кислорода, тогда как триболюминесценция - нет.

Кристаллолюминесценция.—Кристаллолюминесценция наблюдается при кристаллизации растворов. Это было описано Бандровским (1894, 1895) в оксиде мышьяка, в NaF или при добавлении HCl или спирта к горячему насыщенному раствору NaCl. Появился голубоватый свет со сверкающими точками. Все достоверно подтвержденные случаи представлены простыми неорганическими солями, и все они также являются триболюминесцентными. Однако обратное неверно; многие триболюминесцентные вещества не являются кристаллолюминесцентными. Кристаллолюминесценция гораздо менее распространена, чем триболюминесценция. Траутц (1905) изучил вещество в ряде соединений и пришел к выводу, что свет на самом деле является частным случаем триболюминесценции, при которой рост отдельных кристаллов приводит к их трению друг о друга. Свет становится намного ярче при перемешивании массы кристаллов, которые проявляют кристаллолюминесценцию. Хотя в некоторых случаях кристаллолюминесценция, несомненно, обусловлена триболюминесценцией кристаллов, трущихся друг о друга, это происходит не во всех случаях, как было ясно показано в работе Вайзера (1918b). Он изучал люминесценцию насыщенных водных растворов щелочногалогенидов (NaCl, KCl и др.) При добавлении спирта или HCl. Соль кристаллизуется в этих условиях, и Вайзер обнаружил, что свет становится ярче, когда условия концентрации спирта или HCl таковы, что вызывают накопление ионов Na и Cl. Он считает, что появляющийся голубоватый свет обусловлен сочетанием ионов в реакции $\text{Na}^+ + \text{Cl}^- = \text{NaCl}$. Люминесценция возникает только в том случае, если это происходит достаточно быстро. Вайзер изучал также кристаллолюминесценцию и триболюминесценцию AsCl_3 и K_2SO_4 . Фотографируя люминесценцию через цветные экраны с различной поглощающей способностью (Weiser, 1918,a), можно было получить спектр света, и было обнаружено, что он идентичен как в трибо-, так и в кристаллолюминесцентном свете; в случае AsCl_3 , полоса зелено-голубого, синего и фиолетового цветов. Вайзер считает, что свет в этом случае также исходит от рекомбинации ионов, поскольку $\text{As}^{+++} + 3\text{Cl}^- = \text{AsCl}_3$, и что кристаллолюминесценция в целом обусловлена быстрым преобразованием молекул из ионов, расщепленных электролитической диссоциацией, в то время как триболюминесценция обусловлена быстрым преобразованием молекул из ионов, расщепленных в результате сильного разрушения кристалла. Конечно, в триболюминесцентных органических кристаллах, которые не диссоциируют на ионы, за свет должна отвечать какая-то другая реакция. Одно кажется несомненным, что эти два типа люминесценции схожи. Как отмечает Бигелоу[1], "Вполне вероятно, что причина этого" (кристаллолюминесценции), "какой бы она ни была, совпадает с причиной триболюминесценции, какой бы она ни была".

[1] Теоретическая и физическая химия, 1912, стр. 516.

Кристаллы не встречаются в светящихся органах животных, за исключением светлячков. В них образуется слой клеток (см. Главу IV), заполненный мельчайшими кристаллами одного из пуриновых телец (ксантина или мочевой кислоты). Можно было бы предположить, что свет животного был кристаллолюминесценцией, сопровождающей образование этих кристаллов. Однако легко показать, что свет исходит не от кристаллического слоя, а от другого слоя ячеек, содержащих крупные гранулы. Это также зависит от присутствия кислорода, в то время как кристаллолюминесценция происходит в отсутствие кислорода. Возможно, слой кристалла служит отражателем. Его значение будет обсуждено в одной из последующих глав.

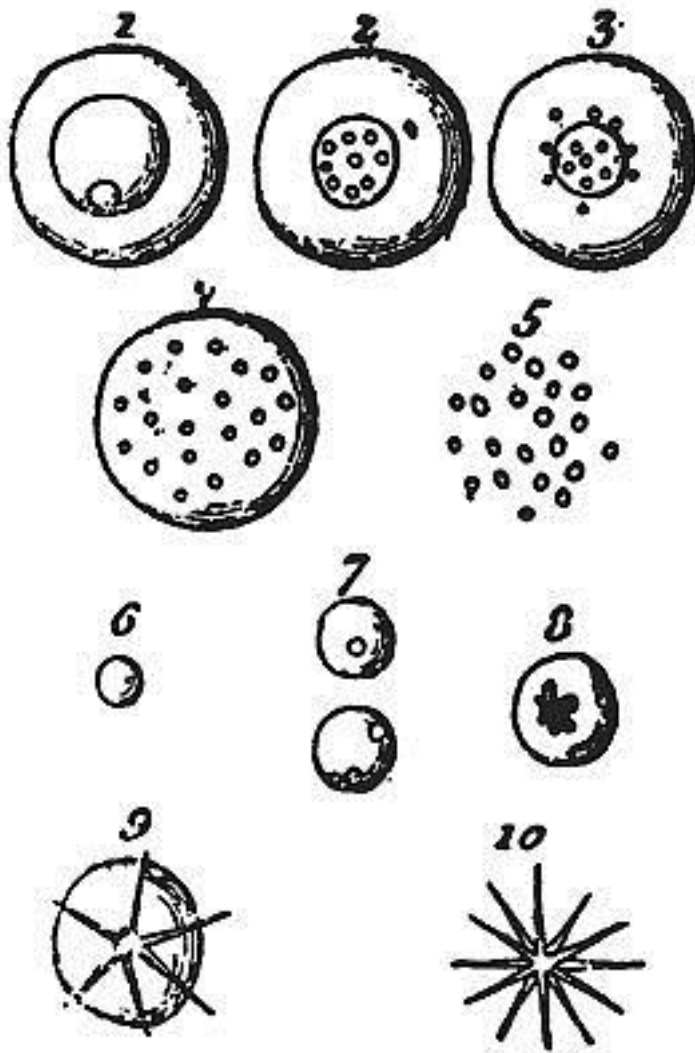


Рис. 5. Рисунки Дюбуа, показывающие превращение фотогеничных гранул в кристаллы (по Дюбуа).

Свет светящихся организмов довольно часто ассоциируется с гранулами. У одной из многоножек (*Orya barbarica*), которая производит светящиеся выделения, Дюбуа (1893) описал превращение этих гранул в кристаллы и в свое время предположил, что свет представляет собой кристаллолюминесценцию. Позже он изменил это мнение, и, конечно, изучение его рисунков, которые воспроизведены на [рис. 5](#), не убеждает в реальности образования кристаллов.

Явление *люлюминесценции*, описанное Видеманном и Шмидтом (1895) как свет, сопровождающий раствор окрашенных (от воздействия катодных лучей) кристаллов хлоридов Li, Na или K. Вероятно, связано с триболюминесценцией при перемешивании кристаллов во время растворения.

Хемилюминесценция.—Как следует из названия, хемилюминесценция - это производство света в ходе химической реакции при низких температурах. Это не означает, что другие типы люминесценции не связаны с химическими реакциями — используя словосочетание в широком смысле — поскольку у нас есть основания полагать, что в некоторых случаях спектры не характерны для элемента как такового, а скорее характерны для конкретной реакции, в которой элемент принимает участие (диссоциация на ионы, переход из одновалентного состояния в двухвалентное и т.д.) И что это причина, по которой один элемент может демонстрировать различные спектры при разных условиях (Бэнкрофт, 1913). Хемилюминесценции представляют собой скорее реакции окисления, включающие поглощение газообразного или растворенного кислорода, и по этому критерию их можно очень легко отличить от всех ранее упомянутых люминесценций. Возможно, их правильнее было бы назвать *оксилюминесценциями*.

Свечение фосфора - наиболее известный случай, признанный с тех пор, как фосфор был впервые получен Брандтом в 1669 году. Интересно отметить, что при первом получении фосфор рассматривался как особо стойкий тип люминофора, *т.е.*, материал, родственный загрязненным сульфидам щелочноземельных элементов.

Свежеобрезанные поверхности металлов Na и K некоторое время будут светиться в темноте, особенно если их нагреть до 60-70 ° (Linnemann, 1858). На поверхности образуется оксидная пленка, однозначно свидетельствующая о том, что произошло окисление. Озон окисляет органические вещества с сопутствующим свечением (Fahrig, 1890; Otto, 1896). Свет от воздействия озона на раствор пирогаллола особенно яркое при определенных условиях.

Радзишевский (1877, 1880) приводит длинный список веществ, главным образом эфирных масел, которые люминесцируют при медленном окислении в спиртовых растворах щелочей. Формальдегид, диоксиметилен, паральдегид, метальдегид, акролин, дисакрил, альдегидаммония, акриламмония, гидробензамид, лофин, гидроанизамид, анизидин, гидрокуминамид, гидроцинамид, помимо восков, и такие биологические вещества, как глюкоза, лецитин, холестерин, холевая, таурохолевая и гликохолевая кислоты и церебрин, люминесцируют при окислении. Сам Радзишевский и многие другие авторы сравнивали свет организмов с этим типом люминесценции. Действительно, неправильная идентификация гранул, обнаруживаемых в клетках практически всех светящихся тканей в виде масляных капель, во многом обусловлена влиянием работ Радзишевского. Дюбуа (1901*b*) добавил эскулин, а Траутц (1904-5) многие альдегиды и производные фенола, включая ванилин, папаверин, дубильную и галловую кислоты, помимо глицерина и маннита, в список биологических веществ, окисляющихся при образовании света. Гиншан (1905) описал оксилюминесценцию мочевины и аспарагина, Вейтланер (1911) - веществ в гумусе и Макдермотт (1913) - веществ в моче и продуктов анаэробного щелочного гидролиза и пептона Витте. Пирогаллол особенно склонен к люминесценции, что впервые было замечено Ленардом и Вольфом (1888) при проявке фотопластины пирогалловым проявителем. Позже люминесценция была изучена довольно подробно Трауцем и Шлорингином (1904-5), которые разработали хорошо известную люминесцентную смесь пирогаллола, формальдегида, K₂CO₃ и

H_2O_2 . Как я показал, пирогаллол может быть окислен множеством различных способов, и некоторые из них представляют большой интерес, поскольку они очень точно имитируют механизм производства света в организмах. Они приведены в [таблице 3](#), которая также включает различные другие типы оксильюминесценции, представляющие общий или биологический интерес.

ТАБЛИЦА 3

Типы оксильюминесцентных реакций

- 1. Самопроизвольное окисление на воздухе.
- (a) При обычных температурах. [Фосфор. Свежесрезанные поверхности Na или K. Тиофосген и тиоэфиры (RCS.ИЛИ).]
- (b) При температурах плавления или испарения. (Жиры, терпены, сахара, смолы, камеди, эфир, шелк и др.)
- 2. Окисление в водных или спиртовых щелочах. (Многие органические вещества.)
- 3. Окисление в гипоиодитах, гипобромитах или гипохлоритах. (Многие органические вещества.)
- 4. Окисление в перекиси (H_2O_2 или Na_2O_2). (Много органических веществ.)
- 5. Окисление в озоне. (Многие органические вещества.)
- 6. Окисление в перманганатной кислоте. (Пирогаллол.)
- 7. Окисление в персульфатах и перборатах. (Формальдегид, параформальдегид.)
- 8. Окисление в перхлоратах, периодатах и перброматах. (Пальмитиновая кислота.)
- 9. Комбинация 2 и 4. (Многие органические вещества.)
- 10. Комбинация 3 и 4. (Многие органические вещества.)
- 11. Окисление H_2O_2 и гемоглобином или растительными оксидазами. (Пирогаллол, галловая кислота, лофин, эскулин.)
- 12. Окисление H_2O_2 и MnO_2 , Fe_2 , $\text{Fe}_2\text{Fe}(\text{CN})_6$ $\text{Mn}(\text{OH})_2 + \text{Mn}(\text{OH})_3\text{Ag}(\text{O})$, оксидом хрома, оксидом кобальта. (Пирогаллол.)
- 13. Окисление H_2O_2 и ферроцианидами, хроматами, бихроматами, перманганатами, солями Fe и Cr. (Пирогаллол, эскулин.)
- 14. Окисление H_2O_2 и коллодиевым Ag. Pt. Pd. Au. (пирогаллол.)

Спектр хемильюминесцентных реакций в нескольких примерах был описан как непрерывный, но никаких определенных измерений его протяженности сделано не было. Радзишевски (1880) обнаружил, что свет лофина, окисленного в спиртовой едкой щелочи, исследованный с помощью двухпризменного спектроскопа, дает непрерывный спектр, наиболее яркий при E, с отсутствием красного и фиолетового концов. Траутц (1905, стр. 101) утверждает, что реакция пирогаллол-формальдегид- Na_2CO_3 - H_2O_2 дает непрерывный спектр от красного до синезеленого с максимальной яркостью оранжевого. Вайзер (1918 а) изучил спектры некоторых хемильюминесцентных реакций, фотографируя свет за серией цветных экранов. Он также обнаружил, что спектры короткие, с максимальной интенсивностью в различных областях. Так, *амарин*, окисленный хлором или бромом, приобретает цвет от желтого до зеленовато-синего с максимумом в зеленом цвете, в то время как *фосфор*, растворенный в ледяной уксусной кислоте и окисленный H_2O_2 , люминесцирует от желто-зеленого до фиолетового.

Спектры светящихся животных очень похожи на спектры хемилюминесцентных реакций. Более того, как мы видели, хемилюминесценция по сути является оксилюминесценцией, поскольку для реакции необходим кислород. Всем светящимся животным также требуется кислород для производства света. Следовательно, биолюминесценция и хемилюминесценция являются сходными явлениями и отличаются от всех других форм люминесценции, которые мы рассматривали. Свет, исходящий от светящихся животных, возникает из-за окисления какого-то вещества, вырабатываемого в их клетках, и когда мы сможем написать структурную формулу этого фотогеничного вещества и рассказать, как протекает окисление, проблема выработки света у животных будет решена.

ГЛАВА III

ФИЗИЧЕСКАЯ ПРИРОДА ЖИВОТНОГО СВЕТА

Интерес к свету животных с физической точки зрения был сосредоточен вокруг вопросов качества, эффективности и интенсивности, но только у одной группы светящихся животных, жуков, были проведены точные измерения этих характеристик. Отчасти это связано с обилием этих форм и их привлекательностью для человека, а отчасти потому, что они являются одними из самых ярких светящихся организмов. Слабый свет не только трудно измерить, но и, будучи рассеянным для формирования спектров, дает полосы настолько слабые, что их границы очень трудно увидеть, а тем более сфотографировать. Очень немногие организмы производят свет, видимый полностью адаптированным к свету глазом. Хотя их свет может показаться довольно ярким глазу, адаптированному к темноте, глаз, адаптированный к темноте, плохо разбирается в качестве, т.е. Цвете света. Это происходит из-за феномена Пуркинье, изменения в области максимальной чувствительности сетчатки при изменении интенсивности света. При равном энергетическом спектре нормальному, полностью адаптированному к свету глазу желто-зеленый свет с длиной волны $\lambda = .565$ мкм кажется самым ярким, но когда свет становится слабее, максимум смещается сначала в зеленую, а затем в синюю сторону. Глаз, адаптированный к темноте, может видеть зеленый или синий цвет лучше, чем желтый, и по этой причине слабые источники света будут казаться более зелеными или синими, чем более сильные при том же распределении энергии. Также два слабых источника света одинакового спектрального состава могут казаться разными по цвету, если они сильно различаются по интенсивности. Это показано на [рис. 6](#).

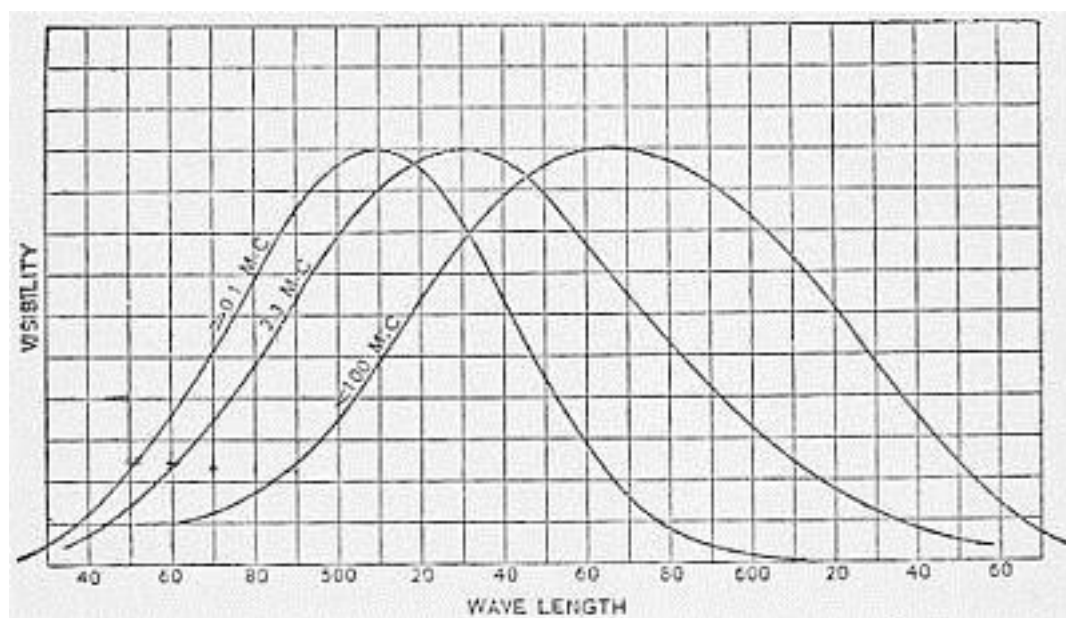


Рис. 6. Кривые видимости для трех источников освещения, показывающие сдвиг в области максимальной видимости, или феномен Пуркинье (после снятия с крючка).

Изменение чувствительности глаза происходит при освещении от 0,5 до 50 метровых свечей и представляет собой переход от центрального колбочкового зрения (высокая интенсивность) к периферическому стержневому зрению (низкая интенсивность). В центральной ямке отсутствуют стержни, и эта часть глаза становится практически дальтонической при очень низкой интенсивности света. Видимость при свечах ниже 0,5 и выше 50 метров меняется незначительно в зависимости от изменения интенсивности. В этом случае очевидно, что необходимо проводить различие между физическим объективным явлением света и физиологическим субъективным ощущением света.

Это факт, что разные светящиеся животные излучают свет совершенно разных цветов, если судить нашим глазом. Был описан диапазон спектральных оттенков, который простирается от красного до фиолетового, но наиболее распространены "желтоватые", "зеленоватые" и "голубоватые" оттенки. Действительно, одно или два животного обладают несколькими светящимися органами, излучающими свет разных цветов. Это верно для южноамериканского светлячка, *Phengodes*, огни которого красные и зеленовато-желтые, и для глубоководного кальмара, *Thaumatomolampas diadema*, который излучает огни трех цветов, двух оттенков синего и красного. Красный свет в случае кальмара, по-видимому, возникает из-за экрана красного цвета, образованного хроматофорами, но у *фенгодов* экрана нет.

ТАБЛИЦА 4

Длины волн линий Фраунгофера и выступающих линий в линейных спектрах

ЛИНИИ ФРАУНГОФЕРА

Цвет	линии	Длины волн ($\mu\text{m} = \mu/1000$)	Источник
А	Красный	759.4 (полоса)	Кислород в атмосфере.
а	красный	718.5 (полоса)	Атмосфера водяного пара.

B	Красный	686,7	Паров кислорода в атмосфере.
C	Красный	656,3	водород на солнце.
D ₁ D ₂	Желтый	589,6, 589,0	Натрий на солнце.
E	Зеленый	527,0	Кальций на солнце.
b ₁ b ₂ b ₄	Зеленый	518,4, 517,3, 516,8	Магний на солнце.
F	Синий	486.1	Водород на солнце.
Г	Фиолетового	430,8	кальция на солнце.
H K	Фиолетовый	396,9, 393,4	кальций на солнце.

ЛИНИИ ПЛАМЕНИ БУНЗЕНА

Исходный	цвет	длин волн (λ, = μ/1000)
калий	Красный	769.9, 766.5 (двойной)
литий	Красный	670.8
натрия	желтый	589.6, 589.0 (двойной)
таллий	зеленый	535.1
магния	зеленый	518.4
стронций	Синяя	460.7

ТРУБОПРОВОДЫ PLÜCKER

Длины волн цвета		(μм = μ/1000)
ртутный	Желтый	579,0, 576,9
	Зеленый	546,1
	Синий	491,6, 435,8
	Фиолетовый	407,8, 404,7
Водородный	красный	656,3
	Синий	486,1, 434,1
Гелиевый	красный	728,2, 706,5, 667,8
	Желтый	, 587,6
	Зеленый	504,8, 501.6, 492.2
	Синий	471.3, 447.2
	Фиолетовый	438,8, 402,6, 388,8

Как мы видели, разница в цвете света не обязательно указывает на разницу в спектральном составе из-за эффекта Пуркинье. Однако изучение спектра различных форм света очень ясно показало, что различные цвета действительно обусловлены световыми лучами разной длины волны и не являются результатом каких-либо субъективных явлений. Для облегчения сравнения спектральные линии и цвета приведены в [таблице 4](#). Первые адекватные наблюдения за

спектрами светящихся животных были сделаны Пастером (1864), который изучал *пирофорус* и обнаружил непрерывный спектр, не прерываемый светлыми или темными полосами. Ланкестер (1868) обнаружил аналогичный непрерывный спектр у *Chaetopterus insignis* и поместил его пределы от линии 5 до 10 по шкале Сорби (примерно от $\lambda = 0,55\text{мкм}$ до $\lambda = 0,44\text{ мкм}$). Янг (1870) впервые зарегистрировал границы спектра светлячков как немного выше *C* ($\lambda = 0,6563\text{ мкм}$) до *F* ($\lambda = 0,4861\text{ мкм}$). С тех пор был исследован ряд светящихся форм, и было обнаружено, что все они дают короткие непрерывные спектры (не пересекаемые светлыми или темными полосами или линиями), лежащие в областях разного цвета. Так, Конрой (1882) исследовал свет светлячка (*Lampyrus noctiluca*) и наблюдал полосу, простирающуюся от $\lambda = 0,518\text{мкм}$ до $\lambda = 0,656\text{ мкм}$. Дюбуа (1886) утверждает, что спектр *Pyrophorus noctilucus*, западноиндийского "кукулло", простирается от немного дальше, чем линия Фраунгофера *B* до линии *F*, в то время как Лэнгли и Вери (1890), работая над той же формой, установили границы от $\lambda = 0,468\text{ мкм}$ до $\lambda = 0,640\text{ мкм}$. Таким образом, он состоит из широкой полосы, преимущественно зеленого и желтого цветов. Но "разве свет не распространялся бы дальше, если бы он был достаточно ярким, чтобы его можно было увидеть?... если бы свет насекомого был таким же ярким, как свет солнца, разве он не распространялся бы одинаково далеко по обе стороны спектра?" "Невозможно увеличить внутреннюю яркость с помощью какого-либо оптического устройства, но если невозможно сделать свет насекомого таким же ярким, как солнечный, то, с другой стороны, вполне возможно сделать свет солнца не ярче света насекомого ..." Лэнгли и Вери исследовали этот вопрос, сформировав солнечный спектр из солнечного света той же интенсивности, что и у *пирофора*, и спектр *пирофора* вместе в одном поле спектроскопа. Последний был намного короче солнечного спектра, показывая, что его длина была обусловлена не слабостью красных и синих лучей, а их отсутствием. Позже Айвз и Кобленц (1910) сфотографировали спектр светлячка (*Photinus pyralis*) вместе со спектром угольной лампы накаливания на пластинах, чувствительных ко всем длинам волн видимых лучей, в условиях, которые позволили бы зарегистрировать все испускаемые видимые излучения. Они обнаружили, что спектр простирается только от $\lambda = 0,51\text{мкм}$ до $\lambda = 0,67\text{мкм}$ (Рис. 7). Кобленц (1912) обнаружил, что другой вид светлячков (*Photuris pennsylvanica*) дает спектр, простирающийся от $\lambda = 0,51\text{мкм}$ до $\lambda = 0,59\text{мкм}$ (рис. 8). Свет *Photinus* распространяется гораздо дальше в красную область, и легко отличить *Photinus* от *Photuris* в природе просто по красноватому оттенку света первого. Эти фотографические записи убедительно показывают, что цвет света светящихся животных не является субъективным явлением из-за эффекта Пуркинье и низкой интенсивности света, а является реальным, фактической разницей в спектральном составе излучаемого света. Также это не связано, по крайней мере у рассмотренных светлячков, с существованием цветных экранов, которые поглощают определенные лучи, пропуская только лучи определенного цвета. Спектры исследованных до настоящего времени форм воспроизведены на рис. 9 и занесен в таблицу 5. Следует отметить, что они значительно различаются по положению, но все они одного типа. Спектр *Cypridina hilgendorffii* является самым длинным из исследованных на сегодняшний день (от $\lambda = 0,610\text{ мкм}$ до $\lambda = 0,415\text{ мкм}$), он хорошо простирается в синюю полосу, и свет этой формы на вид очень синий.

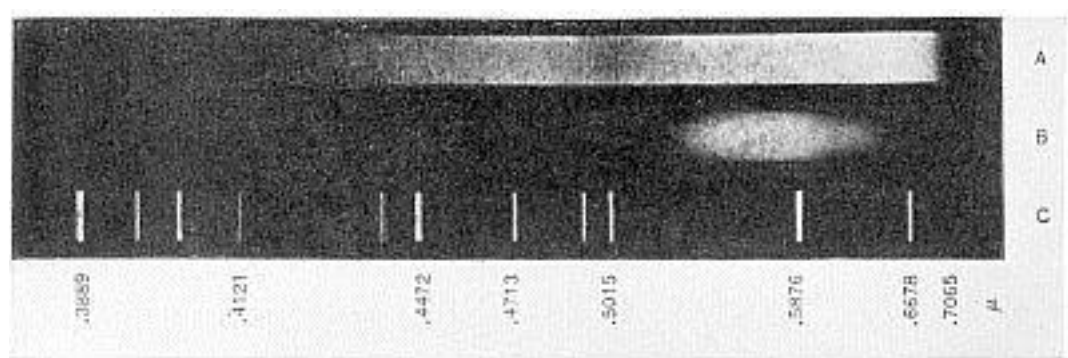


Рис. 7. Спектры углеродной лампы накаливания, А, светлячка (*Photinus pyralis*); В, и гелиевой вакуумной трубки, С (по Айвзу и Кобленцу).

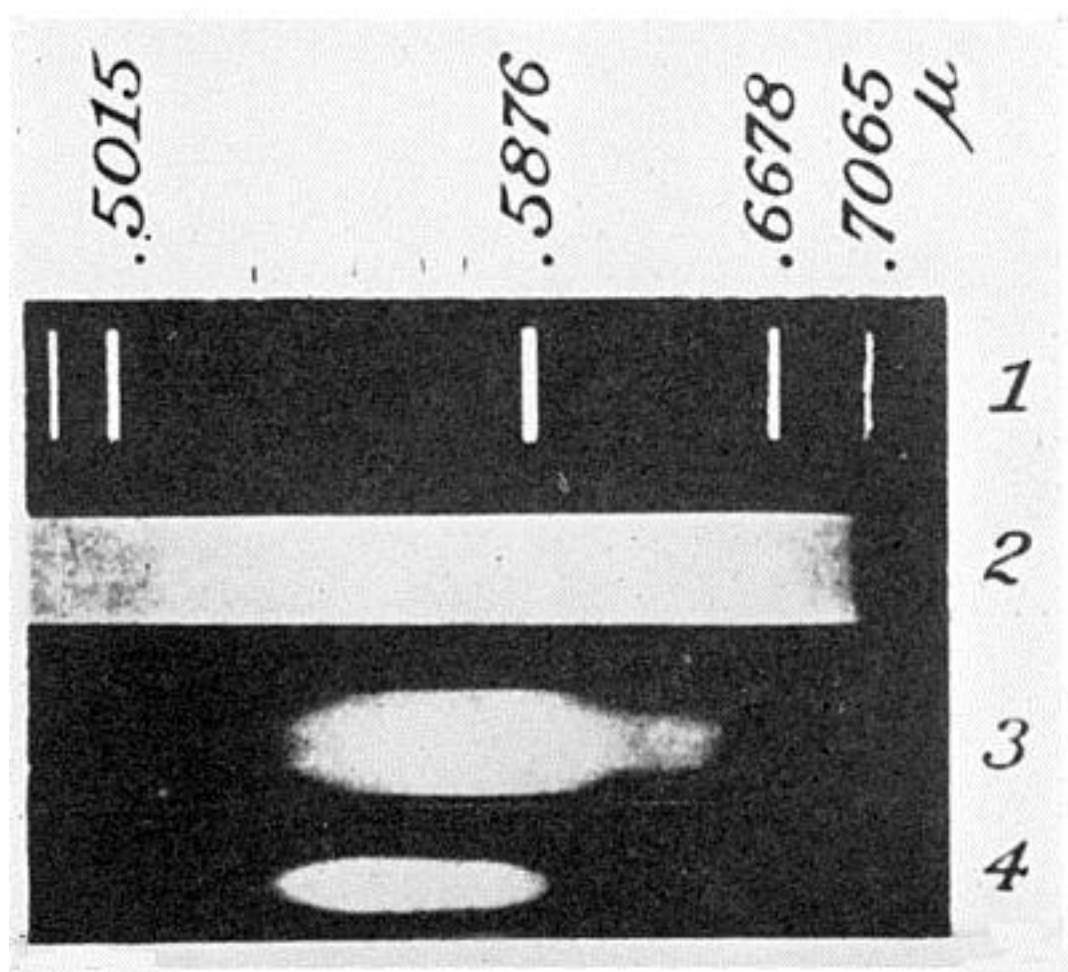


Рис. 8. Спектры гелиевой вакуумной трубки (1); угольной лампы накаливания (2); светлячка *Photinus pyralis* (3); и светлячка *Photuris pennsylvanica* (4) (по Кобленцу).

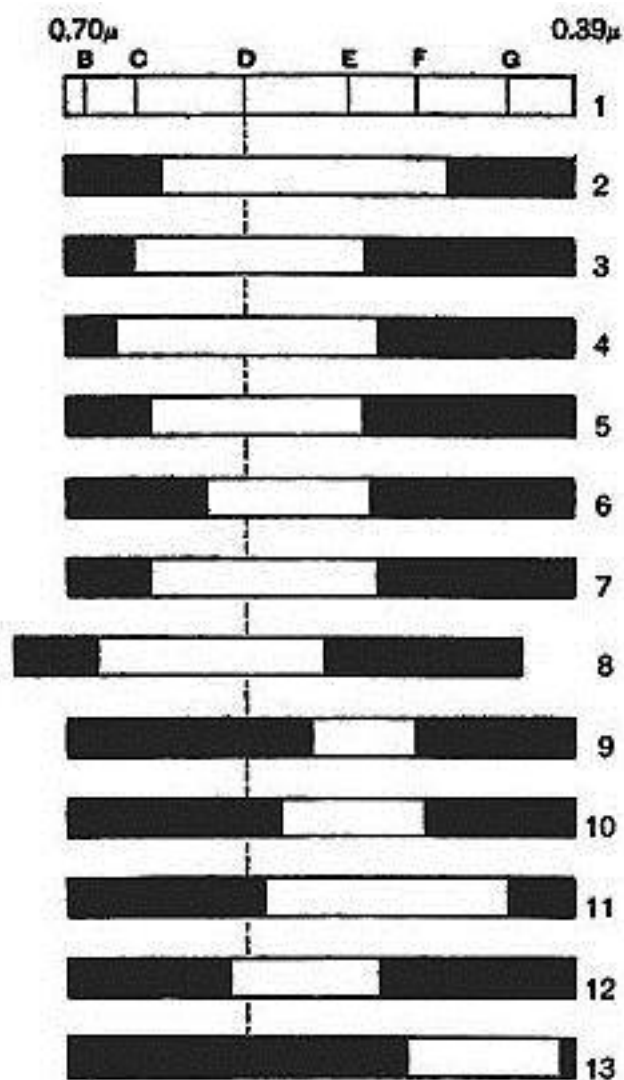


Рис. 9.Спектры различных светящихся животных (по Макдермотту). 1. Часть видимого солнечного спектра (решетка), показывающая линии Фраунгофера. 2. *Pyrophorus noctilucus* (Лэнгли и очень.) 3. *Lampyrus noctiluca* (Конрой). 4. *Photinus pyralis* (Айвз и Кобленц). 5. *Фотиний* *единокровный* (Кобленц). 6. *Photuris pennsylvanica* (Кобленц). 7. *Phengodes laticollis* (Макдермотт). 8. *Бактерия phosphoreum*, *B. phosphorescens* или *Bacillus photogenus* (Молиш). 9. *Фотобактерия indicum* (Барнард). 10. *Мицелий X* (Молочай). 11. *Светящиеся бактерии* (Ферстер). 12. *Agaricus sp.?* (Людвиг). 13. Спектр флуоресценции люцифересцеина *Photinus pyralis* (Кобленц). Показаны только крайние концы полос, и не делается никаких попыток указать относительную плотность различных участков спектров.

Таблица 5.—Пределы спектров различных светящихся организмов

Световой	спектр (μ)	Максимального	Наблюдатель	Метод и замечания
<i>Cypridina hilgendorffii</i>	0.610-0.415		Харви, 1919	Наблюдение

			г.	глазами, сравнительный спектроскоп Цейсса.
Мелкокрылый	0,55-0,44 (приблизительно)		Ланкастер, 1868 г.	Наблюдение глазами.
Pyrophorus noctilucus	0,72-0,486		Дюбуа, 1886	Наблюдение глазами.
Pyrophorus noctilucus (грудной свет)	.640 - .468	0,57	Лэнгли и Верри, 1890	Наблюдение глазами и сравнение с солнечным спектром равной интенсивности.
Pyrophorus noctilucus (брюшной свет)	.663 - .463			
Photinus pyralis	.67 - .51	.552	Айвз и Кобленц, 1909 г.	Фотографическое сравнение с угольной лампой накаливания равной интенсивности.
Photuris pennsylvanica	.59 - .51		Кобленц, 1912 г.	Фотографическое сравнение с угольной лампой накаливания равной интенсивности.
Photinus consanguineus	.65 - .52	.578	Кобленц, 1912 г.	Фотографическое сравнение с угольной лампой накаливания равной интенсивности.
Phengodes laticollis	.65 - .52		Макдермотт, 1911 е	Наблюдение глазами.
Лампирис (светлячок)	.656- .518		Конрой, 1910 г.	Наблюдение глазами.
Фотиний	.670- .487		Янг, 1870 г.	Спектроскоп прямого видения для наблюдения за глазами.
Бактерии	от G до F, расширяющиеся к D при		Барнард, 1902 года.	фотография 1902 года.

Бактерии	длительной экспозиции несколько дальше от точки G до D		Фишер, 1888,	наблюдение глазами.
Бактерии	.58 - .43		Ферстер, 1887 г.	Цейсс для наблюдения глазами. Микроспектральный окуляр Аббе.
Бактерии	с яркой полосой от .500 до .350	при .4	Фотографии Форсайта, 1910 г.,	кварцевый спектроскоп.
Агариозный меллеус	0,56-0,48 (приблизительно)		Людвиг, 1884 г.	Наблюдение глазами, микроспектроскоп Сорби Брауна.
Xylaria hypoxylon	.54 - .46 (приблизительно)		Людвиг, 1884 г.	Наблюдение глазами, микроспектроскоп Сорби Брауна.
Micrococcus Pflugeri	превратился в фиалку		Людвиг, 1884	Глазное наблюдение, микроспектроскоп Сорби Брауна.
Мицелий X	.570 - .480		Молиш, 1904, книга	Наблюдение глазами, сравнительный спектроскоп Цейсса.
Фосфорная бактерия	.570 - .450		Молиш, 1904, книга	Наблюдение глазами, сравнительный спектроскоп Цейсса.
Бактерия фосфоресцирующая	.570 - .450		Молиш, 1904, книга	Наблюдение глазами, сравнительный спектроскоп Цейсса.
Bacillus photogenes	.570 - .450		Молиш, 1904, книга	Наблюдение глазами, сравнительный

Pseudomonas lucifera	.570 - .450	Молиш, 1904, книга	спектроскоп Цейсса. Наблюдение глазами, сравнительный спектроскоп Цейсса.
-------------------------	-------------	-----------------------	---

Как впервые показал Дюбуа (1886) для *Pyrophorus* и подтвердил я для *Cypridina*, свет никоим образом не поляризован. Я могу добавить, что свет *Cypridina*, как и любой другой свет, может быть поляризован при прохождении через призму Николя.

Несколько авторов [Дюбуа (книга 1914 г.)], Фишер (книга 1888 г.), Молиш (книга 1904 г.) заметили, что светящиеся бактерии меняют цвет, если их выращивать на разных питательных средах. Свет, который является "серебристо-белым" на мертвой рыбе, становится "зеленоватым" на средах с солью, пептоном и желатином и более желтым на средах с низким содержанием соли. Перон (1804) и Панчери (1872) описывают свет *пиромомы* от желтого до зеленоватого после смерти животного и красноватого при стимуляции; затем исчезает, сменяясь оранжевым, желтым, зеленоватым и лазурно-голубым. Полиманти (1911) описывает нормальный свет *Pyrosoma* как зеленоватый и утверждает, что по мере смерти животных или при содержании их при температуре выше оптимальной свет становится более красным. Макдермотт (1911, б) заметил, что свет светлячков, помещенных в жидкий воздух, становился явно красноватым непосредственно перед тем, как погаснуть, а при повторном нагревании первый появившийся свет был красноватым, за которым при более высоких температурах следовал соответствующий оттенок. Я часто наблюдал более красноватый цвет светящихся тканей светлячка при добавлении коагулянтов, таких как спирт, и отметил, что свет *Cypridina* становится слабее и более желтым как при низких (0 °), так и при высоких (50 °) температурах. Значение этих изменений цвета будет обсуждаться в [главе VII](#).

Эффективность любого света может быть определена несколькими различными способами: (1) процентной долей длин видимых волн в общем количестве испускаемого излучения, т.е. видимого излучения, деленного на общее (тепловое, видимое, актиническое) излучение; (2) путем учета, в дополнение к видимому излучению - общему излучению, чувствительности глаза к различным длинам волн, видимое излучение × чувствительность зрения - общее излучение. Видимое излучение × визуальная чувствительность называется яркостью; (3) количеством света (выраженного в свечах), производимого в зависимости от данного расхода энергии или в зависимости от стоимости затраченной энергии. Таким образом, из излучения, испускаемого электрической лампой накаливания, лишь небольшой процент. составляет свет, остальное - тепло и актинические лучи. Следовательно, оно очень далеко от 100%. эффективность. Если бы в излучении лампы накаливания не было инфракрасного или ультрафиолетового излучения, ее эффективность составляла бы 100%. если не учитывать визуальную чувствительность. Но если принять во внимание тот факт, что глаз наиболее чувствителен к желто-зеленому цвету, то источник света, даже если и излучает только видимое излучение, не был бы 100-процентным. эффективен, если только максимум его излучения не соответствует также максимуму визуальной чувствительности. Мы вернемся к этому вопросу в следующем параграфе. Рассматривая вопрос с точки зрения энергопотребления, углеродная лампа накаливания

выдает одну сферическую свечу средней мощности 4,83 Вт (ватт = 10^7 эрг в секунду), в то время как вольфрамовая лампа выдает одну сферическую свечу средней мощности 1,6 Вт, что примерно на треть меньше энергии, и, следовательно, последняя более эффективна.

Поскольку мы практически ничего не знаем об энергетических преобразованиях, происходящих в процессе производства света в организмах, все утверждения относительно эффективности их светового воздействия основаны на соотношении между видимым излучением и общей радиацией. Это включает в себя измерение лучей в инфракрасной области (тепловые лучи) и ультрафиолетовой области (актинические лучи), а также собственно световых лучей и любой другой производимой лучистой энергии. Хотя все спектроскопические исследования показывают, что спектр светящихся животных никогда не выходит за пределы видимого спектра ни в красном, ни в фиолетовом диапазоне, возможно, что полосы возникают в инфракрасном или ультрафиолетовом диапазоне, и для их обнаружения должны быть использованы специальные методы. Излучения всех видов, преобразованные в тепло при попадании на почерневшую поверхность термоэлемента, болометра или радиометра, могут быть измерены по изменениям температуры, а относительные количества представленной энергии можно сравнить в общей единице измерения - калории. При надлежащем экранировании все лучи, кроме лучей видимого света, могут быть отсечены от измерительного прибора и, таким образом, могут быть определены количества энергии, представленные в свете и в общем излучении.

Дюбуа (1886) впервые изучил эту проблему в *Пирофоре* с помощью термопары и гальванометра и обнаружил небольшое количество излучения из светящейся области, превышающее излучение из несветящейся области. Это составило отклонение гальванометра на $0,95^\circ$ и увеличилось на $0,3^\circ$ во время вспышки насекомого при электрической стимуляции. Это увеличение на $0,3^\circ$, возможно, связано с выделением тепла при сокращении мышц. В любом случае количество тепла, излучаемого по сравнению со свечой, действительно очень мало. Более тщательное исследование было проведено Лэнгли и Вери (1890) с помощью болометра. Прежде всего, они указывают на то, что суммарного излучения от самого мощного светящегося органа (брюшной полости) *Pyrophorus*, которое слегка повлияло на их болометр, было бы достаточно за то же время (10 секунд), чтобы повысить температуру обычного ртутного термометра с колбой диаметром 1 см менее чем на $2,3 \times 10^{-60}^\circ\text{C}$. Таким образом, мы можем получить некоторое представление о величине предстоящих измерений. Было показано, что излучение от *пирофоруса*, которое воздействовало на их болометр, обусловлено просто "теплом тела"[2] насекомого, и оно в значительной степени отсекается стеклянной пластинкой, непрозрачной для всех длин волн 3 мкм и более. Эти волны испускаются телами при температуре ниже 50°C и принадлежат "к совершенно иной спектральной области, чем та, в которой в основном проявляется невидимое тепло, связанное со светом". Затем Лэнгли и Вери сравнили излучение от несветящегося пламени бунзена и *пирофора*, вставив в каждый случай стеклянную пластину для отсека волн длиной более 3 мкм, и обнаружили в несколько сотен раз большее излучение в случае горелки бунзена, но, тем не менее, осязаемое излучение от *пирофора*. Первый состоял из лучистого тепла короче $\lambda = 3$ мкм и распространялся вплоть до лучей видимого света ($\lambda = 0,7$ мкм, поскольку пламя бунзена не излучало света). Очень слабый эффект излучения *пирофора*, должно быть, обусловлен длинами волн от $\lambda = 3$ мкм до $\lambda = 0,468$ мкм, что является пределом синего спектра *пирофора*. Лэнгли и Вери предположили, что это полностью связано с полосой видимого света, от $\lambda = 0,640$ мкм до $\lambda = 0,468$ мкм, и предположили, что невидимые тепловые лучи не производились. Таким образом, вся энергия

пирофорного света находилась бы в видимой области, и его эффективность (световые лучи ÷ тепло + свет + актинические лучи) составляла бы 100%. Позже Лэнгли (1902) повторно исследовал излучение *пирофора* и не смог обнаружить никакого нагрева с помощью болометра. "Часть пламени стандартной свечи для сперматозоидов, равная по площади яркой части тела насекомого, давала при тех же обстоятельствах болометрический эффект такой величины, что если бы тепло насекомого было на 1/80 000 больше, чем от свечи, это, несомненно, было бы распознано". Кобленц (1912) также, используя вакуумный термоэлемент Pt и Bi, не смог обнаружить никакого инфракрасного излучения от *Photinus pyralis*, но обнаружил, что температура этого светлячка немного ниже температуры воздуха. Эти измерения температуры будут рассмотрены в следующей главе.

[2] Лэнгли и весьма очевидно предположил, что температура тела светлячка, как млекопитающего или птицы, выше, чем в окружающей среде.

Предположение Лэнгли и Вери о том, что небольшое количество *пирофорного* стекла, пропускающего излучение, представляет собой только свет, было поставлено под сомнение Айвсом (1910), который указывает, что Лэнгли и Вери не смогли использовать экран, который отсекал бы либо видимые, либо невидимые лучи в диапазоне от 3 мкм до 0,7 мкм. Они действительно оставили открытым вопрос о том, был ли эффект *света пирофоруса* на их болометре обусловлен видимой полосой лучей или этим плюс другим диапазоном в инфракрасном диапазоне. "Фактическая эффективность светлячка как источника света в значительной степени зависит от того, что излучение ограничено видимой областью. Если бы было обнаружено инфракрасное излучение в количестве, сравнимом с видимым, светлячок, хотя и оставался бы очень эффективным источником, не был бы, как обычно предполагается, примером идеально эффективного света, создаваемого природой".

Айвз продолжил исследование вопроса с помощью фосфорно-фотографического метода. "Вкратце это заключается в следующем: фосфоресценция, которая возбуждается в различных веществах при воздействии коротких волн (синих, фиолетовых или ультрафиолетовых), разрушается при воздействии более длинных волн (оранжевых, красных, инфракрасных). Таким образом, поверхность краски Balmain или Сидотовой обманки, возбужденная до фосфоресценции и затем экспонируемая в спектрографе, будет иметь участки пониженной яркости везде, где на нее падала длинноволновая энергия. Если затем эту поверхность нанести на фотографическую пластинку на короткий период, то после проявления на пластинке получается постоянная запись". Предварительные испытания показали, что этот метод применим в случае слабого света, такого как спектр светлячка, а также если свет прерывистый, как у светлячка. При использовании смеси Sidot (ZnS) огнетушащее действие увеличивается от $\lambda = 0,6$ мкл до $\lambda = 1,5$ мкл. Лист темно-рубинового стекла, который отсекал все видимые лучи светлячка, но пропускал инфракрасное излучение, помещали между светом светлячка и поверхностью из фосфоресцирующей смеси Сидота, которая подвергалась воздействию вспышек светлячка в течение трех с половиной часов. Угасания фосфоресценции не произошло, в то время как без рубиновостекла угасание из-за оранжевых лучей *видимого* света светлячка было заметно через 20 минут. Таким образом, вообще отсутствует инфракрасное излучение интенсивности, сравнимой с видимым, вплоть до $\lambda = 1,5$ мкм, нижнего предела метода фосфорной фотографии. Кобленц (1912) исследовал прозрачность сухого хитинового покрова различных светлячков (рис. 10) в инфракрасном диапазоне и сообщает, что он довольно прозрачный вплоть до $\lambda = 2,8$ мкм, непрозрачный между $\lambda = 2,8$ мкм и $\lambda = 3,8$ мкм,

снова прозрачный до $\lambda = 6$ мкм и непрозрачный сверх этого. Таким образом, инфракрасное излучение могло бы, если бы оно излучалось, в значительной степени проходить через кожный покров, который аналогичен по свойствам поглощения сложным углеводам. Прозрачность кожного покрова к ультрафиолетовому излучению не изучалась.

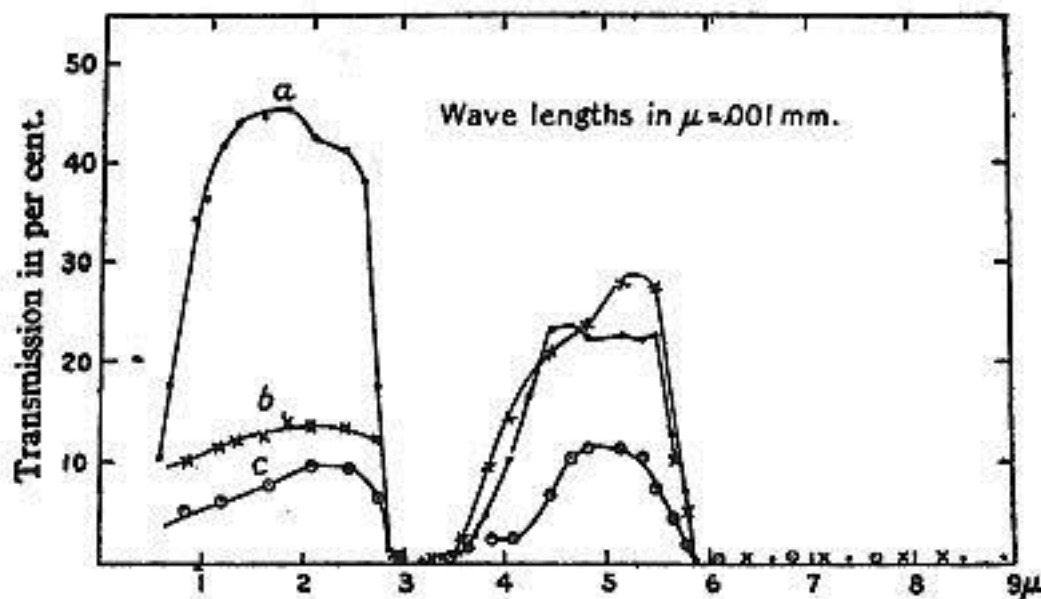


Рис. 10. Пропускающая способность кожного покрова светлячков к инфракрасному излучению (по Кобленцу.)

Хотя фотографии спектра света светлячков (*Photinus*) показывают, что он распространяется только на начало синего, Форсайт (1910) сообщает об ультрафиолетовом излучении у светящихся бактерий. Он подвергал пластинку в течение 48 часов воздействию спектра бактериального света, рассеянного кварцевой призмой, и получил непрерывную полосу от $\lambda = 0,50$ мкм (нижний предел чувствительности пластины) до $\lambda = 0,35$ мкм. Однако Макдермотту (1911г.) не удалось наблюдать флуоресценцию п-амино-орто-сульфобензойной кислоты, которая реагирует на ультрафиолетовый свет. Молиш (1904, книга) сфотографировал свет от бактерий и грибов через стекло и через кусок кварца и не обнаружил разницы в плотности на пластинке. Поскольку экспозиция была кратковременной, чтобы избежать насыщения, и поскольку ультрафиолет, который пропускает кварц, но не стекло, оказывает на пластинку гораздо большее воздействие, чем видимый свет, мы должны заключить, что ультрафиолет отсутствует. Айвз (1910) исследовал спектр *Photinus pyralis* помощью кварцевого спектроскопа и не обнаружил признаков ультрафиолетового излучения, по крайней мере, на расстоянии $\lambda = 0,216$ мкм.

Таким образом, будет видно, что излучение светлячка было очень тщательно изучено и что в видимом диапазоне не испускается волн от $\lambda = 1,5$ мкм до $\lambda = 0,216$ мкм, за исключением короткой полосы (от $\lambda = 0,67$ мкм до $\lambda = 0,51$ мкм), и весьма вероятно, что не испускается излучение с длиной волны больше, чем $\lambda = 1,5$ мкм. Таким образом, свет firefly сохраняется на 100%. Эффективность отличается от всех наших искусственных источников света, лучший из которых не приближается к этому показателю. Как выражают Лэнгли и Вери в названии своей статьи, это "самая дешевая форма света", недорогая в том смысле, что мы можем

воспроизводить ее коммерчески с меньшими затратами, чем другие источники света, но более дешевая в том смысле, что она наиболее экономична по излучаемой энергии. Вся эта энергия состоит из света и никакого тепла. "Холодный свет" на самом деле был разработан светлячком, и относительно него "мы не знаем ничего, что мешало бы нам успешно имитировать".

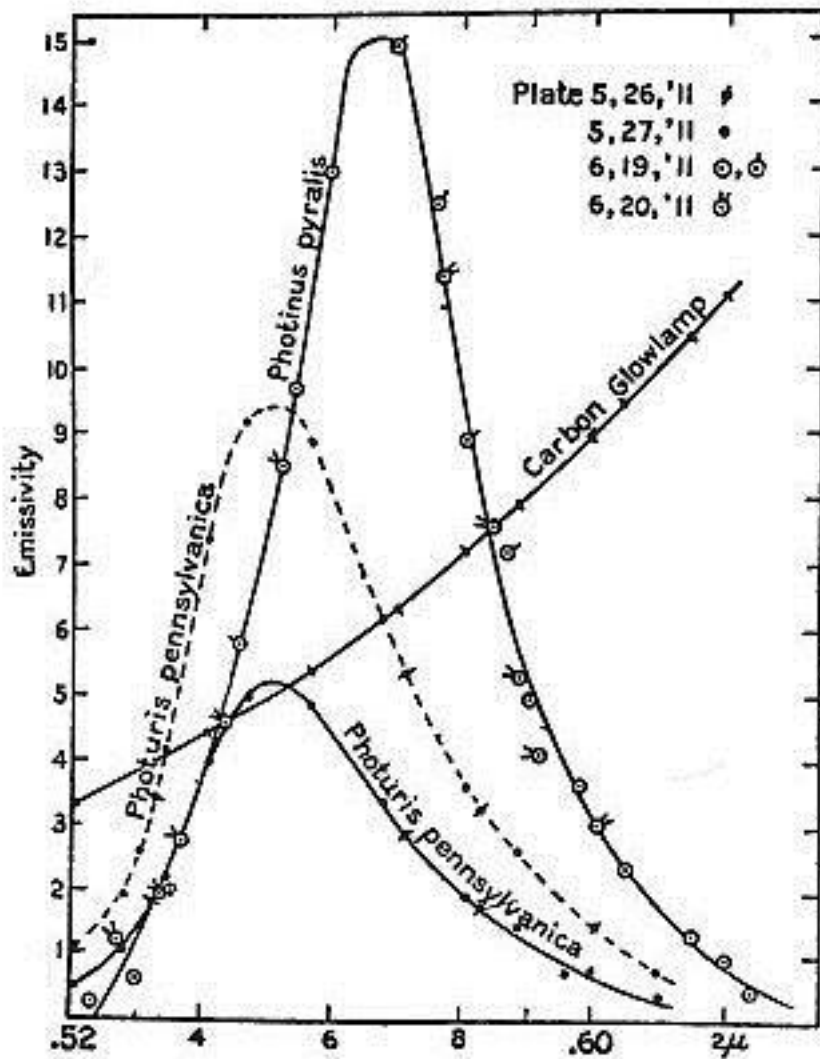


Рис. 11. Спектральные энергетические кривые различных светлячков и угольной лампы накаливания (по Кобленцу).

Я уже указывал, что мы также можем рассматривать эффективность света в зависимости от чувствительности нашего собственного глаза. То есть мы принимаем во внимание не только распределение энергии в спектре света, но и тот факт, что разные длины волн одинакового энергетического спектра воздействуют на наш глаз совершенно по-разному. Поскольку нормальный глаз, адаптированный к свету, наиболее чувствителен к желто-зеленому цвету с $\lambda = 0,565$ мкм, монохроматический свет этой длины волны будет казаться намного ярче, чем монохроматический свет любой другой длины волны с той же энергией. Монохроматический свет с $\lambda = 0,565$ мкм тогда будет теоретически наиболее эффективным из возможных, если учесть излучаемую энергию в зависимости от чувствительности нашего глаза. Это обычный метод определения световой эффективности искусственных ламп, который достигается на основе

знания излучаемой энергии и визуальной чувствительности. Пониженная светоотдача = свет ($\text{излучаемая энергия} \times \text{визуальная чувствительность}$) или светимость $\div$ общая излучаемая энергия.

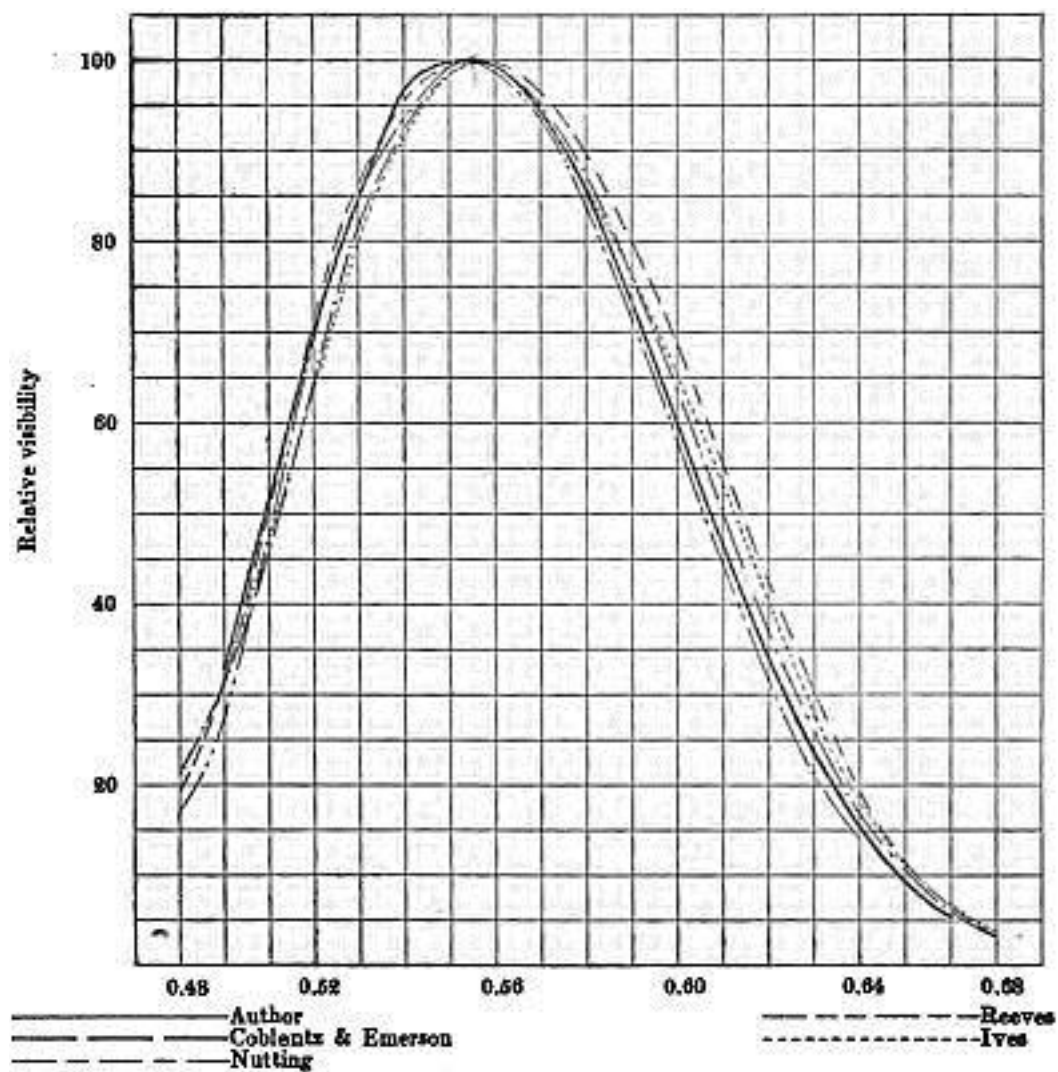


Рис. 12.— Кривые видимости различных исследователей, полученные разными методами (по Хайду, Форсайту и Кэди).

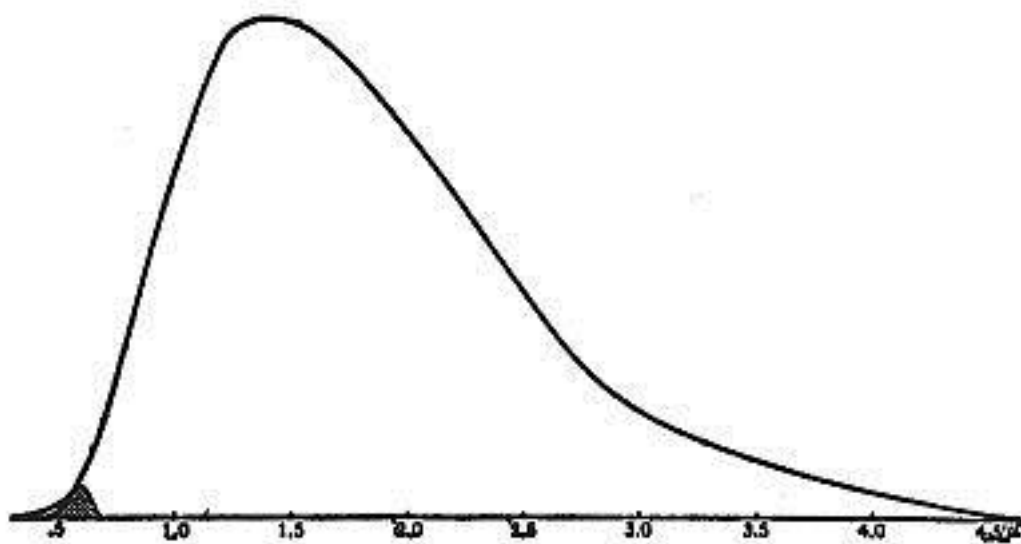


Рис. 13. Светоотдача 4-ваттной угольной лампы накаливания, затененная область ÷ общая площадь (по Айвзу и Кобленцу).

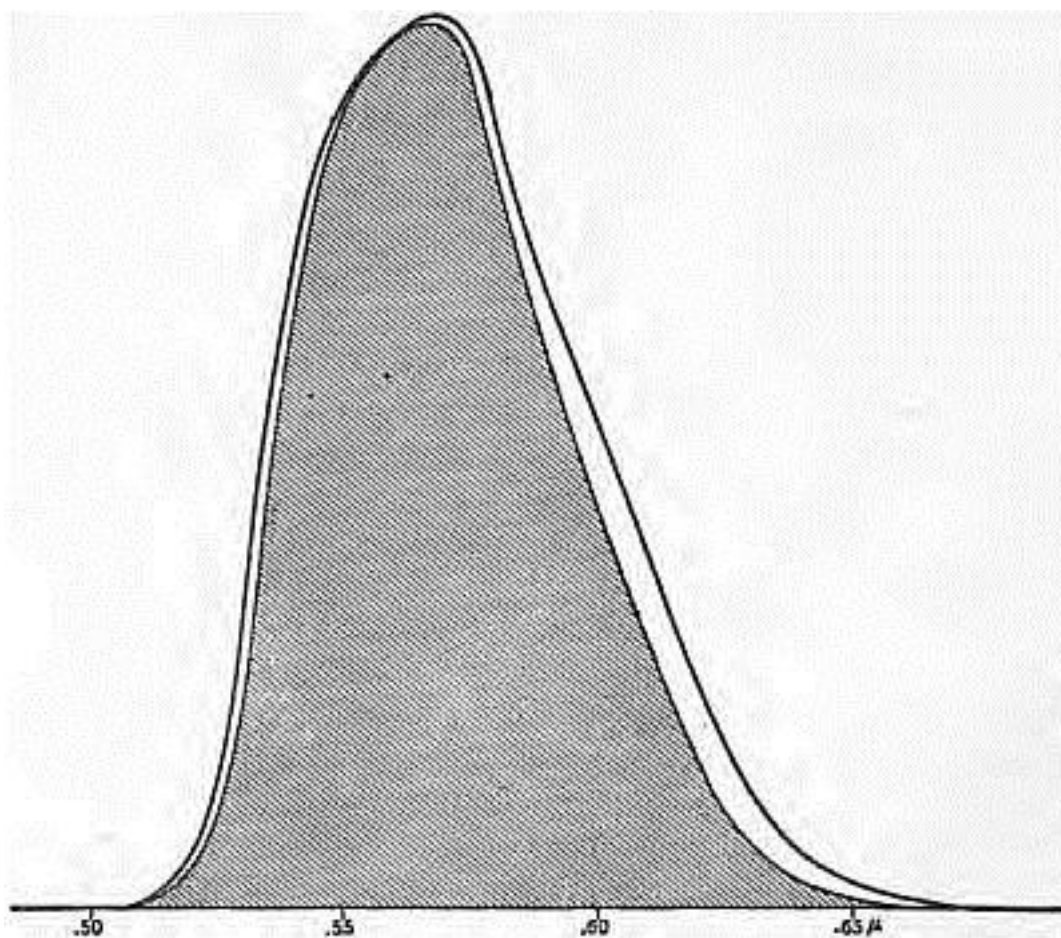


Рис. 14. Светоотдача светлячка, заштрихованная область ÷ общая площадь (после Айвза и Кобленца).

Кривая спектральной энергии светлячка была разработана Айвсом и Кобленцем (1910) с использованием фотографического метода, в котором интенсивность света светлячка (*Photinus pyralis*) разной длины сравнивается с интенсивностью света угольной лампы накаливания путем измерения степени фотохимических изменений, происходящих на панхроматических фотопластинках. На рис. 11 приведены энергетические кривые различных светлячков и угольной лампы накаливания в одной и той же спектральной области. Кривая визуальной чувствительности, используемая Айвсом и Кобленцем, аналогична кривой Наттинга (1908, 1911), основанной на данных Кенига. Она воспроизведена на рис. 6. Последняя видимая кривая - это кривая Хайда, Форсайта и Кэди (1918), воспроизведенная на рис. 12. Она основана на наблюдениях за двадцатью девятью индивидуумами. Поскольку люди значительно различаются по своей чувствительности к волнам разной длины, кривая видимости представляет собой среднее значение, но это единственный стандарт, которым мы располагаем для оценки энергии, которую мы называем светом. Кривая видимости людей с дальтонизмом будет сильно отличаться от кривой видимости нормальных людей. Составные кривые, показывающие светоотдачу 4-ваттной углеродной лампы накаливания и светлячка, как в отношении видимости, приведены на рис. 13 и 14 соответственно. На этих рисунках светоотдача представляет собой затененную область ÷ общую площадь, равную 0,43%. для угольной лампы накаливания - 99,5%. для светлячка: "эти цифры, представляющие относительное количество света (измеренное на фотометре) при равном количестве излучаемой энергии, — яркая иллюстрация расточительности искусственных методов производства света. Исходя из удельного потребления вольфрамовой лампы (1,6 Вт на сферическую свечу) и ртутной дуги (0,55 Вт на сферическую свечу), мы получили путем сравнения с углеродной нитью накала, что их светоотдача составляет 1,3 и 3,8%. Таким образом, наиболее эффективный источник искусственного освещения составляет около 4%. Светоотдача firefly ". Это, по расчетам, составляет 0,02 Вт на свечу. Более поздние определения (Кобленц, 1912) с использованием новой кривой чувствительности Наттинга (1911) для частично адаптированного к свету глаза показывают, что пониженная светоотдача составляет 87%. для *Photinus pyralis* - 80%. для *Photinus consanguineus* и 92%. для *Photuris pennsylvanica*.

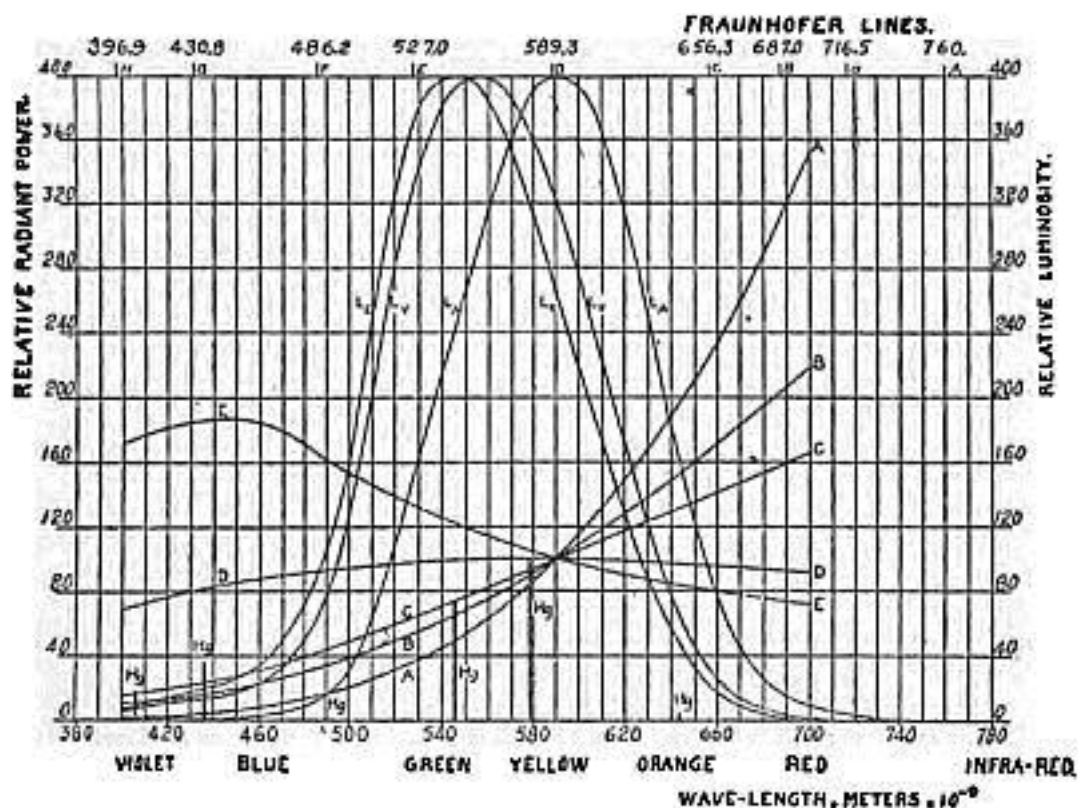


Рис. 15. Кривые спектральной энергии, яркости и видимости (по Гибсону и Макниколасу)

- А. Спектральная энергетическая кривая лампы Хефнера.
- В. Кривая спектральной энергии пламени ацетилена.
- С. Спектральная энергетическая кривая вольфрамовой (газонаполненной) лампы накаливания.
- D. Кривая спектральной энергии черного тела при абсолютной температуре 5000° (солнечный свет).
- E. Кривая спектральной энергии голубого неба.
- Hg. Кривая спектральной энергии кварцевой ртутной лампы Heræus.
- Lv. Кривая видимости для человеческого глаза.
- La. Яркость лампы Хефнера.
- Le. Сияние голубого неба.

Световая эффективность различных видов искусственных источников освещения была рассчитана Айвсом (1915) и приведена вместе со светлячком в [таблице 6](#). На [рис. 15](#) приведены кривые спектральной энергии для различных источников освещения, уменьшенные до 100 при $\lambda = .590\mu$, кривые яркости для лампы Хефнера и голубого неба, а также кривая видимости, разработанная Кобленцем и Эмерсоном (1917) на основе наблюдений за 130 особями.

Таблица 6

Световая эффективность различных источников освещения

Источник освещения и коммерческое описание	коммерческой ценности	Люмен на ватт	КПД (видимое излучение × чувствительность к
--	--------------------------	------------------	---

			зрению ÷ общее излучение)
Углеродная лампа накаливания с овальной (обработанной) нитью накаливания	4 Вт на среднюю высоту накаливания	2,6	0,0042
Вольфрамовая лампа накаливания вакуумного типа	1,25 Вт на среднюю высоту накаливания	8,0	.013
Mazda, тип с	600 С. Р. 20 ампер, 0,5 Вт в час. . Серия type С.	19,6	.032
Угольная дуга (разомкнутая)	9,6 ампер. прозрачный глобус	11,8	.019
Открытая дуга, желтое пламя, наклонная окантовка	10 ампер постоянного тока	44,7	.072
Кварцево-ртутная дуга	174-197 вольт, 4,2 ампер.	42,0	.068
Стеклянная ртутная дуга	40-70 вольт, 3,5 ампер.	23,0	.037
Лампа Нернста		4,8	.0077
Ацетилен	1 л в час. расход	.67	.0011
Бензин лампа		.26	
Газовая горелка с открытым пламенем	Брей 6 высокого давления	.22	
Газовая лампа накаливания низкого давления	.350 люмен на Б.Т.У. в час.	1.2	
Газовая лампа накаливания высокого давления	.578 люмен на световой поток в час.	2.0	
Светлячок		629.0	.

Эффективность света светлячка по приведенному выше методу расчета не составляет 100%. эффективный, потому что его максимум ($\lambda = 0,567$ мкм) не соответствует максимальной чувствительности глаза ($\lambda = 0,565$ мкм), но, принимая во внимание также другие эффекты цвета, свет светлячка был бы еще более неэффективным и утомительным для искусственного освещения, поскольку все объекты имели бы почти однородный зеленый оттенок. Действительно, искажение было бы даже большим, чем при использовании ртутной дуги, чей нежелательный зеленый оттенок так хорошо известен. "Таким образом, мы можем сказать, что

светлячок зашел в своем стремлении к эффективности слишком далеко, чтобы быть приемлемым для использования человеком; он произвел самый эффективный из известных источников света с точки зрения количества света, необходимого для расхода энергии, но произвел его за (неизбежный) счет цветовой гаммы. Наиболее эффективным источником света для использования человеком, принимая во внимание как цвет, так и соотношение энергии и света, был бы свет, подобный свету светлячка, не содержащий излучения за пределами видимого спектра, но отличающийся от него белым цветом". (Айвз, 1910.) Хотя кривая спектральной энергии для света *Cypridina* не была рассчитана, следует отметить, что спектр *Cypridina* намного длиннее, чем у светлячка, и больше приближается к спектру твердого вещества накаливания, дающего белый свет. Она приближается к идеалу, но не достигает его.

Хотя Мураока (1896), Сингх и Маулик (1911) описали излучение, исходящее от светлячков, которое проходит мимо непрозрачных объектов и воздействует на фотопластинку, а Дюбуа сообщает о том же самом от бактерий, существование такого излучения отрицалось Сучслендом (1898), Шуригом (1901) и Молишем (книга 1904 года). Эксперименты Молиша со светящимися бактериями представляют наибольший интерес, поскольку они очень тщательно контролируются и без сомнения показывают, что черная бумага или лист Zn, Al или Cu не пропускают исходящие от этих организмов лучи, которые могут повлиять на фотопластинку, даже после нескольких дней экспозиции. Видимый свет светящихся бактерий воздействует на пластину после секундного воздействия. Более того, Молиш указал на ошибки тех, кто утверждает, что обнаружил проникающее излучение в светящихся формах. По-видимому, некоторые виды картона, особенно желтые сорта, или дерева, выделяют пары, которые воздействуют на фотопластинку. Действие особенно заметно при использовании влажного картона при температуре 25 ° -35 ° С. Дюбуа и Мураока, должно быть, использовали такой картон для покрытия своих тарелок. Кусочек старого сухого среза ствола бука или дуба, помещенный на фотографическую пластинку на 15 часов в абсолютно темное место, позволит запечатлеть красивое изображение годовичных колец роста, сердцевинных лучей, стыка коры и древесины и т.д. Рассел (1897) ранее обнаружил, что многие тела, как металлы, так и вещества органического происхождения (камедь, дерево, бумага и т.д.), находящиеся в контакте с фотопластинками, будут воздействовать на них, и пришел к выводу, что активными агентами являются пары, а не лучи. Поскольку сухой кусок дерева имеет очень специфический запах, от него исходит нечто такое, что может воздействовать на наш нос, и нет никаких причин, почему бы ему не изменить чисто химическим воздействием фотопластинку. Это воздействие дерева на плиту предотвращается вставлением листа стекла. Франклэнд (1898) описал аналогичные пары, исходящие от колоний *Bacillus proteus vulgaris* и *B. coli communis*, которые воздействуют на фотопластинку, помещенную непосредственно над колониями в открытую чашку Петри. Эффекта не будет, если стеклянная крышка чашки Петри окажется между пластинкой и бактериями. Таким образом, отсутствует специфическое излучение рентгеновских лучей или аналогичного проникающего излучения от светящихся тканей, которое воздействовало бы на фотопластинку через непрозрачные экраны.

Аналогичный вывод будет сделан, если мы подойдем к проблеме с другой стороны. Рентгеновские лучи и лучи радия (лучи Беккереля) вызывают флуоресценцию ZnS, платиноцианида бария, виллемита (Zn_2SiO_4) и вольфрамата кальция. Кобленц (1912) показал, что светлячок не вызывает флуоресценции экрана из платиноцианида бария, и я не смог обнаружить флуоресценцию сульфида цинка, платиноцианида бария, силиката цинка (виллемита) или вольфрамата кальция, защищенных от света *Cypridina* черной бумагой, хотя

свет этого организма достаточно ярок, чтобы вызывать флуоресценцию сульфида цинка без черной бумаги. Все образцы вышеупомянутых четырех веществ демонстрировали флуоресценцию в присутствии лучей радия, но только ZnS фосфоресцировал после воздействия световых лучей, хотя виллемит фосфоресцировал после воздействия ультрафиолета.

Хотя фотометрия при низкой интенсивности в лучшем случае является сложной процедурой, если интенсивность света меняется или представляет собой вспышку, точные измерения становятся практически невозможными. Следовательно, приведенные цифры интенсивности люминесценции животных должны приниматься с учетом трудностей измерения. Под свечой понимается международная свеча, если не указано иное, равная 1,11 свечам Хефнера (Н. К.), 0,1 пентан-лампе и 0,104 единицам измерения *carcel*. Это мера интенсивности.

Количество света, или светового потока, измеряемое в люменах, - это то, что излучается в единице телесного угла (площадь/ r^2) точечным источником мощностью в одну свечу. Мощность одной свечи составляет 4π люмен. Последнее значение механического эквивалента света при $\lambda = 0,566$ составляет 0,0015 Вт (Хайд, Форсайт и Кэди, 1919), т.е. 1 люмен = 0,0015 Вт. Один ватт равен 10^7 эрг (одному джоулю) в секунду.

Освещенность (поверхности) - это освещенность, обеспечиваемая одной свечой на расстоянии одного метра, свечной метр (СМ) или люкс. После этого на поверхность поступает один просвет на квадратный метр. Метр керзе (М.К.) - это освещенность, обеспечиваемая одной свечой Хефнера на расстоянии одного метра.

Яркость поверхности измеряется в ламбертах или миллиламбертах. Ламберт - это "яркость идеально рассеивающей поверхности, излучающей или отражающей один люмен на квадратный сантиметр". Миллиламберт равен 1/1000 ламберту. За дальнейшими определениями читатель может обратиться к отчетам комитета по номенклатуре Общества инженеров-осветителей.

Дюбуа (1886) утверждает, что один из переднегрудных органов *Pyrophorus noctilucus* имеет интенсивность света 1/150 свечи феникса, равную восьми к фунту (вероятно, примерно эквивалентно 1/150 свечи), и что 37 или 38 жуков (каждый из которых использует все три световых органа) производили бы свет, эквивалентный одной свече феникса. Лэнгли (1890) обнаружил, что переднегрудный орган *Pyrophorus noctilucus* дает глазу на одну восьмую больше света, чем свеча равной площади, а фактическая мощность свечения насекомого составляла 1/1600 свечей. Можно мимоходом отметить, насколько сильно расходятся эти наблюдения.

Для вспышки светлячка (*Photinus pyralis*) Кобленц (1912) обнаружил вариации от 1/50 до 1/400 свечи, при этом преобладающие значения составляли около 1/400 свечи. От этого насекомого иногда получается непрерывное ровное свечение, и оказалось, что оно составляет порядка 1/50 000 свечи.

Постоянные источники света легче измерить, и у нас есть две записи интенсивности света, полученные от светящихся организмов при постоянном освещении. Одна из них - рыба, *Photoblepharon palpebratus*, с большим светящимся органом под глазом, уплощенно-овальной формы, 11 × 5 мм., который светится непрерывно без изменения интенсивности. Орган может быть затемнен экраном, похожим на веко, которое надвигается на него. Штехе (1909) сообщает, что интенсивность составляет .0024 М.К.[3]

[3] Метр-керце - это единица измерения освещенности, а не интенсивности, и она неправильно используется Steche.

Светящиеся бактерии, вероятно, светятся с меньшей интенсивностью, чем любой другой организм. Свет, исходящий от отдельного организма, невидим, но свет, исходящий от колонии, виден глазу, адаптированному к темноте. Тем не менее, мы должны помнить, что глаз - чрезвычайно тонкий инструмент, который может улавливать очень незначительные изменения энергии. "Минимальное визуально воспринимаемое излучение", по расчетам Ривза (1917), составляет около 18×10^{-10} эрг в секунду, и свет от небольшой колонии светящихся бактерий представляет собой излучение немногим большее, чем это.

Лоде (1904, 1908) с помощью модифицированного метода фотометра жирных пятен установил, что свет его самой яркой бактериальной колонии *Vibrio rumple* имел интенсивность $7,85 \times 10^{-10}$ Х.К. на квадратный миллиметр, или 0,785 Х.К. на 1000 квадратных метров (= 0,562 немецких нормальных свечи на 1000 квадратных метров). В круглых цифрах это примерно одна обычная немецкая свеча на 2000 квадратных метров, или в два-три раза больше площади, освещаемой обычной стеариновой свечой. Лоде подсчитал, что купол собора Святого Петра в Риме, если бы он был покрыт бактериями, давал бы света немногим больше, чем обычная стеариновая свеча. В обычной комнате площадью стен и потолка 50 кв. м было бы достаточно всего 0,039 немецкой обычной свечи. Маловероятно, что светящиеся бактерии когда-нибудь войдут в моду для целей освещения. Фридбергер и Допнер (1907) с помощью фотографического метода, не совсем свободного от ошибок, обнаружили, что один квадратный миллиметр освещаемой поверхности бульонной культуры фотобактерий давал $6,8 \times 10^{-9}$ обычных немецких свечей, что примерно в десять раз превышает значение Lode. Даже при таких темпах коммерческое освещение с помощью светящихся бактерий не представляется перспективной областью для инвесторов.

Подводя итог, мы можем сказать, что свет, исходящий от источников животного происхождения, ничем не отличается от света обычных источников, за исключением интенсивности и спектральной протяженности. Это весь видимый свет, не содержащий инфракрасного или ультрафиолетового излучения или лучей, способных проникать сквозь непрозрачные объекты. Он не поляризован в том виде, в каком был произведен, но может быть поляризован при прохождении через призму Николя. Подобно обычному свету, свет животных также вызывает флуоресценцию и фосфоресценцию веществ, воздействует на фотопластинку, вызывает выраженный гелиотропизм проростков растений (Надсон, 1903) и стимулирует образование хлорофилла (Исаченко, 1903, 1907). Из-за слабого воздействия бактериального света этиолированные проростки не становятся зелеными на глаз (книга Молиша, 1912), но образуется небольшое количество хлорофилла, который может быть распознан спектроскопом по полосам поглощения.

ГЛАВА IV

СТРОЕНИЕ СВЕТЯЩИХСЯ ОРГАНОВ

Производство света является процессом, обратным обнаружению света. В первом случае химическая энергия преобразуется в лучистую энергию; во втором случае лучистая энергия преобразуется в химическую энергию. Фонарь светлячка - это орган *химических* изменений; глаз - это орган *фотохимических* изменений. Хотя теоретически вероятно, что все реакции,

протекающие в одном направлении под воздействием света, с выделением света будут протекать в противоположном направлении, образование люциферина из оксилуциферина (описанное в главе VI) является единственным определенно известным. Возможно, мы могли бы отнести к этой категории также случаи фотолюминесценции, но задействованную химическую реакцию указать невозможно.

Мы не знаем ни одного животного, глаза которого, *по преимуществу*, органы фотохимических изменений, излучали бы свет в темноте. Было убедительно доказано, что все случаи светящихся глаз являются чисто отражательным феноменом. Глаза кошки светятся только при наличии некоторого рассеянного света, который может проникать внутрь и снова отражаться. Однако фотохимические реакции и хемилюминесцентные реакции имеют то общее, что они в значительной степени, но не исключительно, являются окислениями. Требуют ли все фотохимические изменения в глазах животных кислорода или нет, неизвестно, но все без исключения реакции, вызывающие образование света у животных, являются окислениями, и свет образуется только при наличии кислорода. Какой-то материал окисляется.

В общем, мы можем разделить светящиеся организмы на два больших класса в соответствии с тем, как окисляемый материал сгорает внутри клетки, где он образуется, или выделяется наружу и сгорает снаружи — внутриклеточная и внеклеточная люминесценция. Многие животные с внутриклеточной люминесценцией имеют довольно сложные светящиеся органы. Интересным фактом является то, что можно наблюдать большое сходство между эволюцией сложных органов зрения и этих сложных органов. У простейших одноклеточных форм определенные структуры внутри клетки служат фотохимическими детекторами света, в то время как у светящихся простейших аналогичным образом гранулы, рассеянные по всей клетке, окисляются при производстве света. У высших форм глаз содержит группы светочувствительных клеток, связанных с афферентными нервами, хрусталиками и вспомогательными структурами для правильной регулировки освещения, в то время как светящиеся органы содержат группы фотогеничных клеток, связанных с эфферентными нервами, хрусталиками и вспомогательными структурами для правильного направления света. Интересно отметить, что в двух группах, где глаз достиг своего наивысшего развития, у головоногих моллюсков и позвоночных, здесь также светящийся орган обнаруживается в наибольшей сложности и совершенстве. На промежуточных стадиях эволюции глаз и светящийся орган настолько близко подходят друг к другу по строению, что до сих пор остается спорным вопрос о том, предназначены ли определенные органы, обнаруженные у червей и ракообразных, для приема или производства света.

Мы также можем разделить светящиеся формы на две группы в зависимости от того, происходит ли окисление светящегося материала непрерывно, независимо от какой-либо стимуляции организма; или является прерывистым, окисление и свечение происходят только в результате стимуляции, используя слово "стимуляция" в том же смысле, в каком оно используется в связи с нервной или мышечной тканью. Бактерии, грибы и некоторые рыбы производят свет непрерывно и независимо от стимуляции. Его интенсивность меняется только в течение длительных периодов времени и зависит от природы питательной среды или общего физиологического состояния организма. Все другие формы не излучают света, пока их не стимулируют. Стимуляция, конечно, может исходить изнутри (нервы) или снаружи. Только при неблагоприятных условиях, таких, которые в конечном итоге приведут к разрушению

светящихся клеток, эти формы испускают непрерывный свет. Об этом часто говорят как о "жаре смерти", и его можно сравнить с *окочением* мышечной ткани.

Некоторые рыбы, излучающие непрерывный свет, обладают подвижным экраном, похожим на веко, которое можно натягивать на орган, таким образом перекрывая свет, так что кажется, что животное принадлежит к группе, которая мигает при стимуляции. Это верно для *фотоблефарона*, в то время как *Аномалопс* может поворачивать сам световой орган вниз, чтобы прижать освещающую поверхность к стенке корпуса и, таким образом, перекрыть свет (Stechе, 1909). Другие рыбы (*моноцентричные*) не способны "выключить" свой свет.

Животные, которые спонтанно вспыхивают при стимуляции нервов изнутри, обладают очень разнообразным ритмом. Различные виды светлячков можно отличить по характеру их мигания (Макдермотт, 1910-17; Маст, 1912). На рис. 16 показан метод мигания некоторых распространенных видов на востоке Северной Америки. Светлячок горит много секунд, а затем гаснет. Этот интервал темноты сохраняется в течение нескольких минут, а затем сменяется другим периодом свечения. У некоторых светлячков свет может быть описан как частично прерывистый. Он длится часами, но может становиться более тусклым или усиливаться при стимуляции.

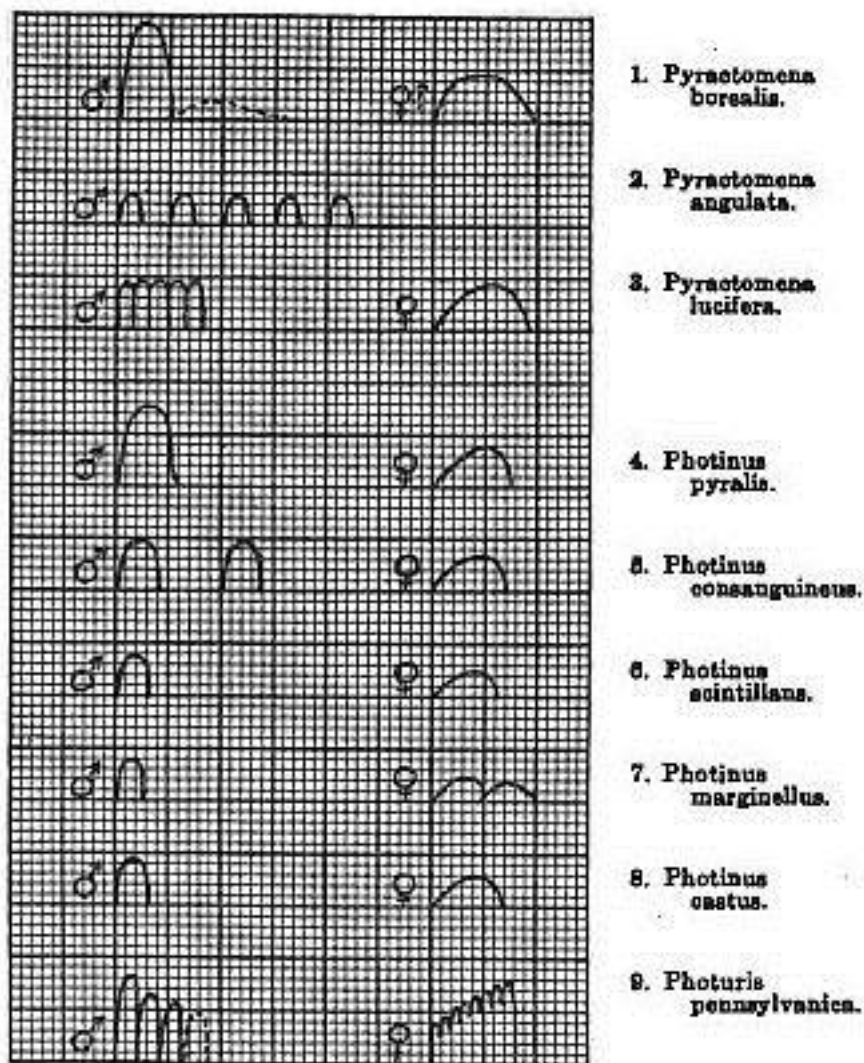


Рис. 16. Диаграмма, показывающая относительную интенсивность и продолжительность вспышек американских светлячков (после Макдермотта). Один сантиметр по вертикали = примерно 0,02 мощности свечи; один сантиметр по горизонтали = примерно одна секунда. Вспышка самцов (♂) слева; вспышка самок (♀) справа на диаграмме.

Некоторые формы дают свет только в определенное время года. Согласно Гисбрехту (Giesbrecht, 1895), это верно для веслоногих моллюсков, которые светятся только летом и осенью, и, согласно Грину (Greene, 1899), для рыбы-жабы; *Porichthys*, которых можно стимулировать к светлению только в период нереста весной и в начале лета.

Некоторые животные обладают периодичностью свечения. Они светятся только ночью и не реагируют на стимуляцию или их трудно стимулировать днем. Яркий свет оказывает ингибирующее действие. Возможно, с этим связан тот факт, что большинство светящихся форм сильно отрицательно гелиотропны. Днем светлячки прячутся и появляются с наступлением сумерек, а ракообразное-остракод, *Cypridina*, трудно добыть лунными ночами.

Гребенофоры были первыми формами, в которых было замечено ингибирующее действие света. Это было описано Оллманом (1862) и подтверждено рядом наблюдателей, особенно Питерсом

(1905). Массарт обнаружил, что *Noctiluca* трудно стимулировать днем, а *Ceratium*, согласно Захариасу (1905) и Муру (1908), люминесцирует только ночью, или если его держать в темноте в течение некоторого короткого времени. Крозье[4] обнаруживает устойчивый дневно-ночной ритм выработки света, когда *Ptychodera*, баланоглоссиды, содержится в течение восьми дней в полной темноте. Животное трудно стимулировать в период, соответствующий дню, и оно ярко светится при малейшем прикосновении в период, соответствующий ночи.

С другой стороны, очень многие формы способны люминесцировать совершенно независимо от предыдущего освещения. Согласно Крозье[4] на люминесценцию *Chætopterus* воздействие 3000 метровых свечей в течение шести часов не влияет.

[4] Частное сообщение.

В случае животных с внеклеточной люминесценцией мы можем говорить о светящихся выделениях и истинно светящихся железах. Большое количество форм обладают светящимися железами или железистыми клетками, включая некоторых медуз, гидроидов (вероятно), пеннатулид (?), моллюсков (*Pholas* и *Phyllirhoë*) (вероятно), некоторых головоногих моллюсков (*Heteroteuthis* и *Sepietta*), большинство кольчатых червей, остракод, веслоногих моллюсков, некоторых шизопод (*Gnathophausia*) и десятиногих (*Heterocarpus* и *Aristeus*) ракообразные, все многоножки и баланоглоссиды. Остальные организмы сжигают свой материал внутри клетки. К ним относятся бактерии, грибы, простейшие, некоторые медузы (?), гребневики (вероятно), большинство головоногих моллюсков, несколько кольчатых червей (*Tomopteris* (?)), офиуриды (?), некоторые шизоподовые (*Nyctiphanes*, *Euphasia*, *Nematocelis*, *Stylochiron*) и десятиногие (*Sergestes*) ракообразные, все (?) насекомые, пиромы рыбы (*селаксии* и *костистые*). Именно у этого последнего типа были развиты наиболее сложные светящиеся органы. Хотя здесь невозможно попытаться описать все типы светящихся органов и светящихся структур (отличные описания были даны Дальгреном и Мангольдом), необходимо понять структурные условия нескольких форм, физиология которых привлекла наибольшее внимание.

Светящиеся бактерии настолько малы, что свет, исходящий от одной особи, не виден. Почти невозможно разглядеть структурные различия внутри клетки, и мы не можем определенно сказать, в какой именно особой области, если таковая имеется, производится люминесценция. Мы точно знаем, что свет является внутриклеточным и что фильтрация бактерий из их культуральной среды дает темный стерильный фильтрат, абсолютно свободный от каких-либо светящихся выделений.

Среди простейших, по крайней мере, в определенных формах, легко заметить, что люминесценция связана с глобулами или гранулами, которые более ранние наблюдатели считали масляными капельками. Таким образом, у *Noctiluca* (фиг. 17 и 18), когда животное подвергается сильной стимуляции или в присутствии реагентов, которые медленно убивают его, вся внутренняя часть кажется массой звездчатых светящихся точек, которые можно проследить до мельчайших гранул вдоль нитей протоплазмы (Quatrefages, 1850).

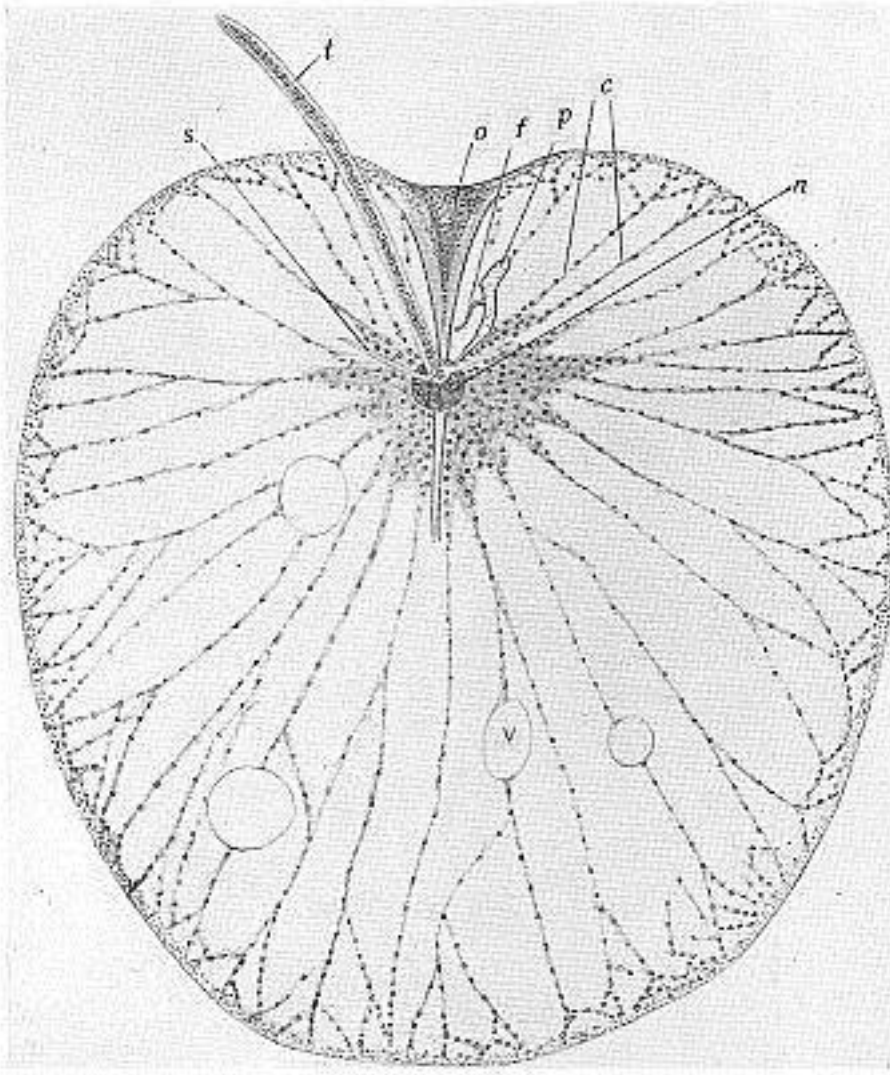


Рис. 17.—*Noctiluca miliaris*, показывающий фотогенные гранулы в цитоплазме. *n*, ядро; *s*, цитоплазматические нити, содержащие фотогенные (крупные) и другие (мелкие) гранулы; *p*, глотка; *f*, жгутик; *o*, ротовая борозда; *t*, щупальце; *s*, шипы у основания щупальца; *v*, вакуоли. Нарисован Э. Б. Харви.

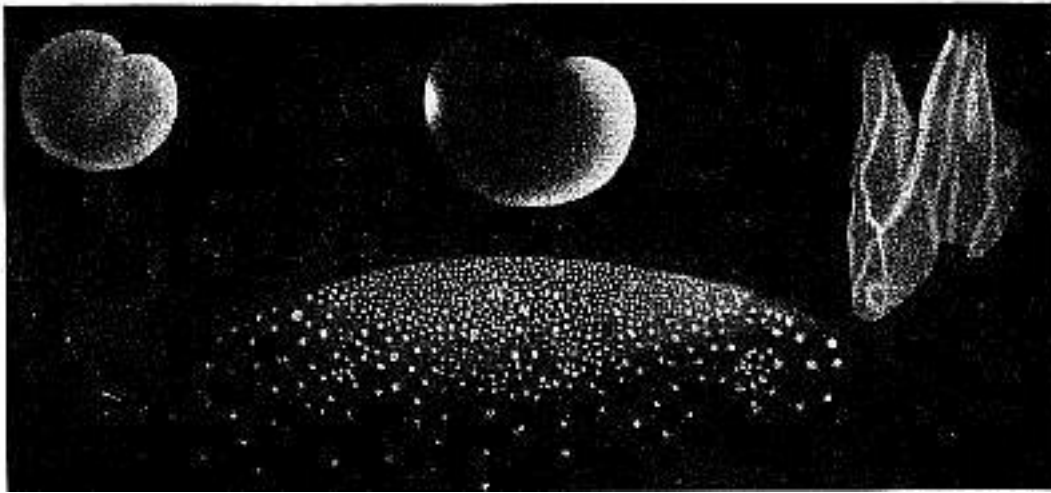


Рис. 18.—*noctiluca miliaris* в том виде, в каком она проявляется во время люминесценции (после четверостишия). Вверху слева и посередине - низкая мощность; внизу - высокая мощность; вверху справа - все еще светящийся раздробленный фрагмент.

Обращаясь к многоклеточным формам, мы находим простейшее развитие светимости у тех животных, у которых есть клетки желез, вырабатывающие светящийся секрет. Эти клетки могут быть разбросаны по поверхности животного, как у *Chaetopterus* (рис. 19) или *Cavernularia*, или ограничены определенными участками [*Pholas*, (рис. 19)], или более определенно локализованы, образуя изолированную группу клеток железы, как у *Cypridina*. Встречаются также настоящие многоклеточные железы. Однако в каждом случае мы обнаруживаем, что яркость этих одно- или многоклеточных желез связана с наличием гранул. О них часто говорят как о *гранулах люциферина*, хотя нет уверенности, состоят ли они из люциферина или люциферазы (см. Главу IV) или из того и другого. Они больше всего похожи на гранулы зимогена, которые в таком изобилии содержатся в клетках желез и считаются предшественниками различных ферментов. Согласно Дальгрёну (1915), гранулы люциферина окрашиваются в синечерный цвет гематоксилоном железа после фиксации при температуре кипения, и фотогеничные клетки могут быть обнаружены этим методом селективного окрашивания. Дюбуа (1914, книга), который рассматривает их как примеры *биопротеинов*, сравнимых с хондриосомами и передаваемых из поколения в поколение, дает им название *вакуолид* или *макрозимаз*. В некоторых формах он описал их превращение в кристаллы и одно время считал, что животный свет - это кристаллолюминесценция. Его данные о превращении кристаллов не очень убедительны. Пьерантони (1915) рассматривал гранулы как *симбиотические* светящиеся бактерии, но это, безусловно, не так.

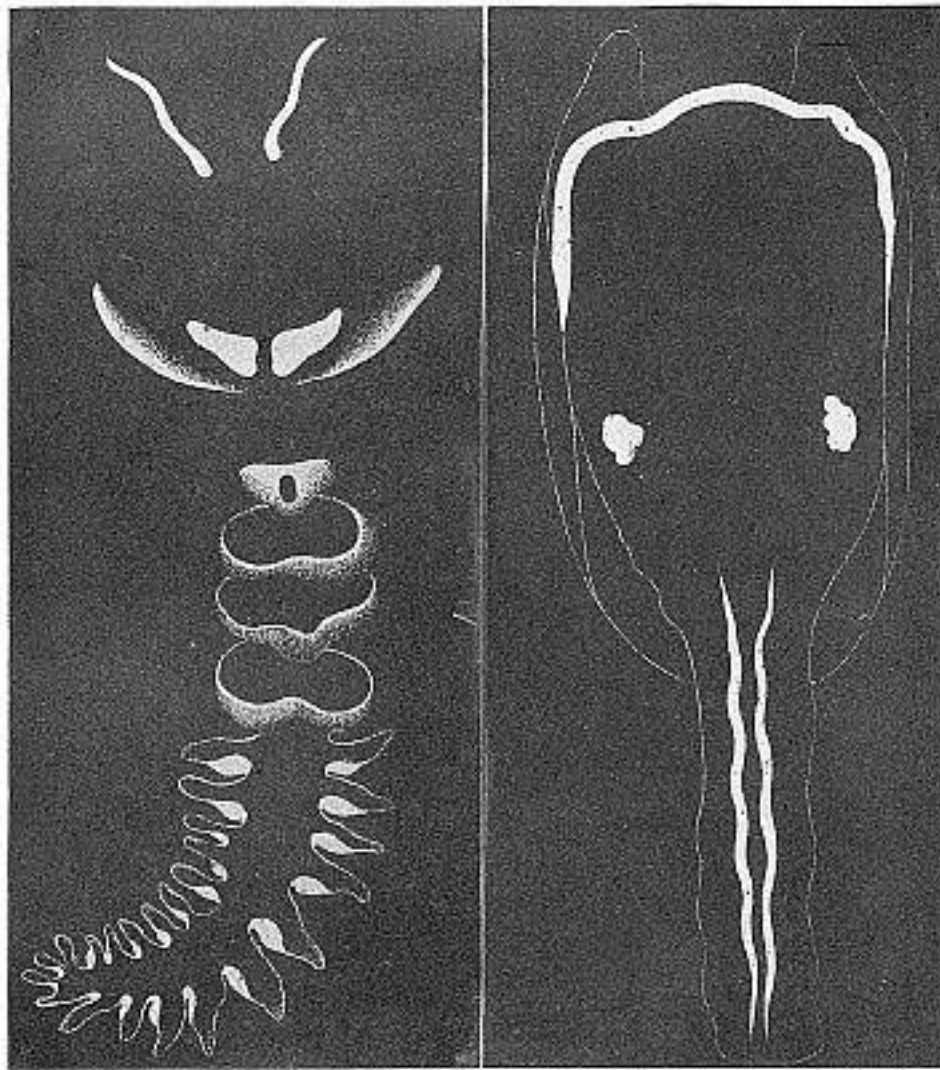


Рис. 19. Диаграмма *Pholas* (справа) и *Chaetopterus* (слева), показывающая распределение светящихся областей (после Панцери).

Свет *Chaetopterus* исходит от вещества, смешанного со слизистым секретом, образующимся почти по всей поверхности тела животного. На срезе эпителия видны крупные клетки, продуцирующие слизь, и более мелкие, содержащие гранулы светлые клетки (рис. 20). Они, по-видимому, находятся под нервным контролем, поскольку сильная стимуляция в одной части тела вызывает свечение, которое распространяется по всей поверхности червя. Однако животное довольно быстро устает. У пеннатулид, таких как *Cavernularia*, мы также наблюдаем образование светящегося секрета по всей поверхности тела, и отдельные животные в этой колониальной форме также связаны нервами. Стимуляция в любой локальной области, как впервые показал Панцери (1872) (рис. 21), вызовет распространение волны свечения от этой точки до тех пор, пока она не распространится по всей поверхности колонии. У *Пеннатулы* скорость распространения этой световой волны составляет около 5 см в секунду.

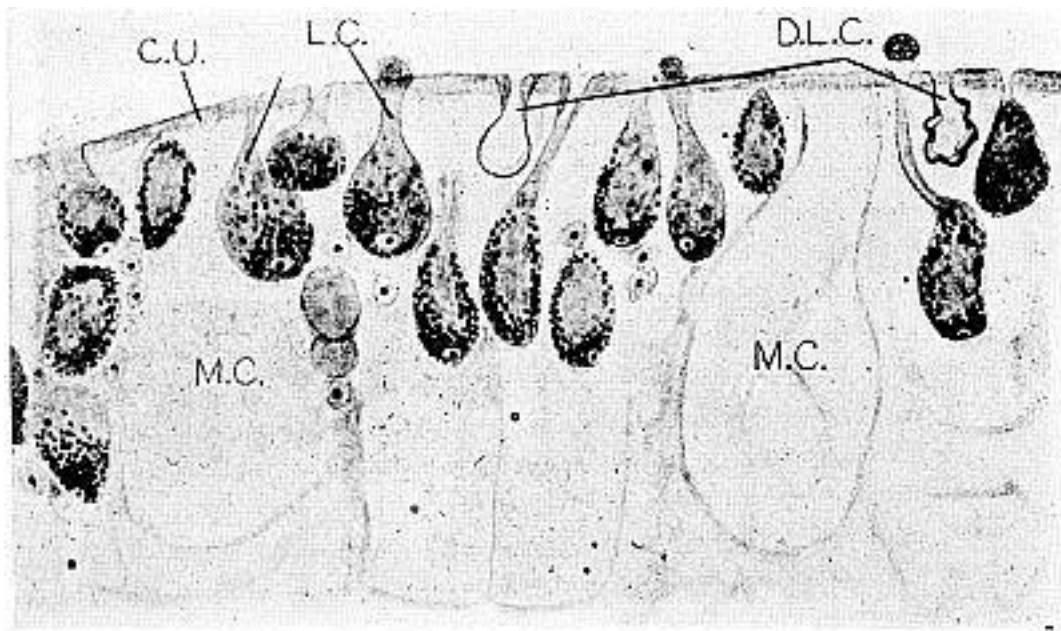


Рис. 20. Вид сечения светящегося эпителия *Chætopterus* (по Дальгрену). *cu*, кутикула; *l. c.*, светлые клетки, некоторые с выделением секрета; *d. l. c.*, выделенные и опорожненные светлые клетки; *m. c.*, слизистые клетки.

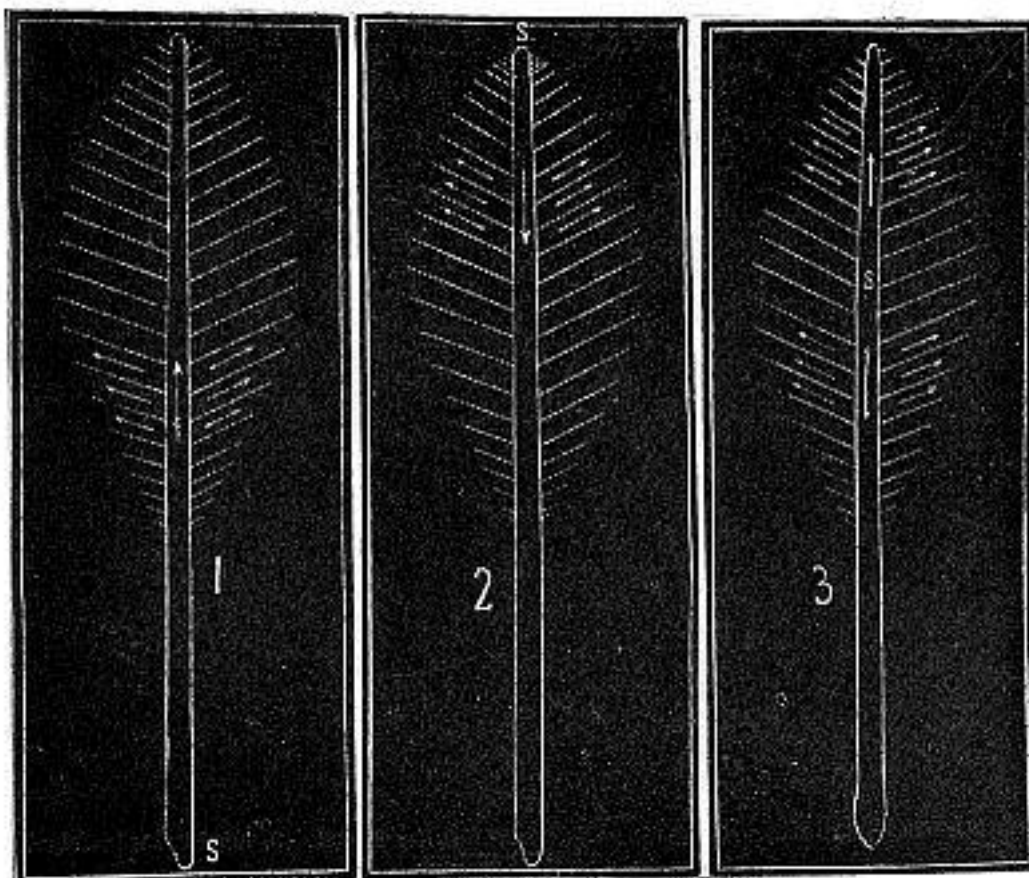


Рис. 21. Диаграмма *Pennatula*, показывающая стрелками направление волны свечения, которая распространяется по колонии от стимулируемой точки (точек) (после Панцери).

Pholas dactylus обладает светлыми клетками, подобными таковым у *Chætopterus*, но они ограничены узкими полосками на сифоне и мантии и парой треугольных пятен возле мышц-ретракторов. Нервы проходят к светящимся областям.

У многих светящихся животных световой секрет, образующийся на поверхности тела, невелик по количеству и прилипает к животному, поскольку он проникает в слизистые выделения кожи. У тех форм, которые обладают истинно локализованной светящейся железой, светящийся секрет при попадании в морскую воду (если животное относится к морской форме) может сохраняться в виде светящейся полосы в течение некоторого времени и проявлять диффузионные и конвективные движения. Самые красивые образцы светящихся выделений встречаются у остракодовых ракообразных.

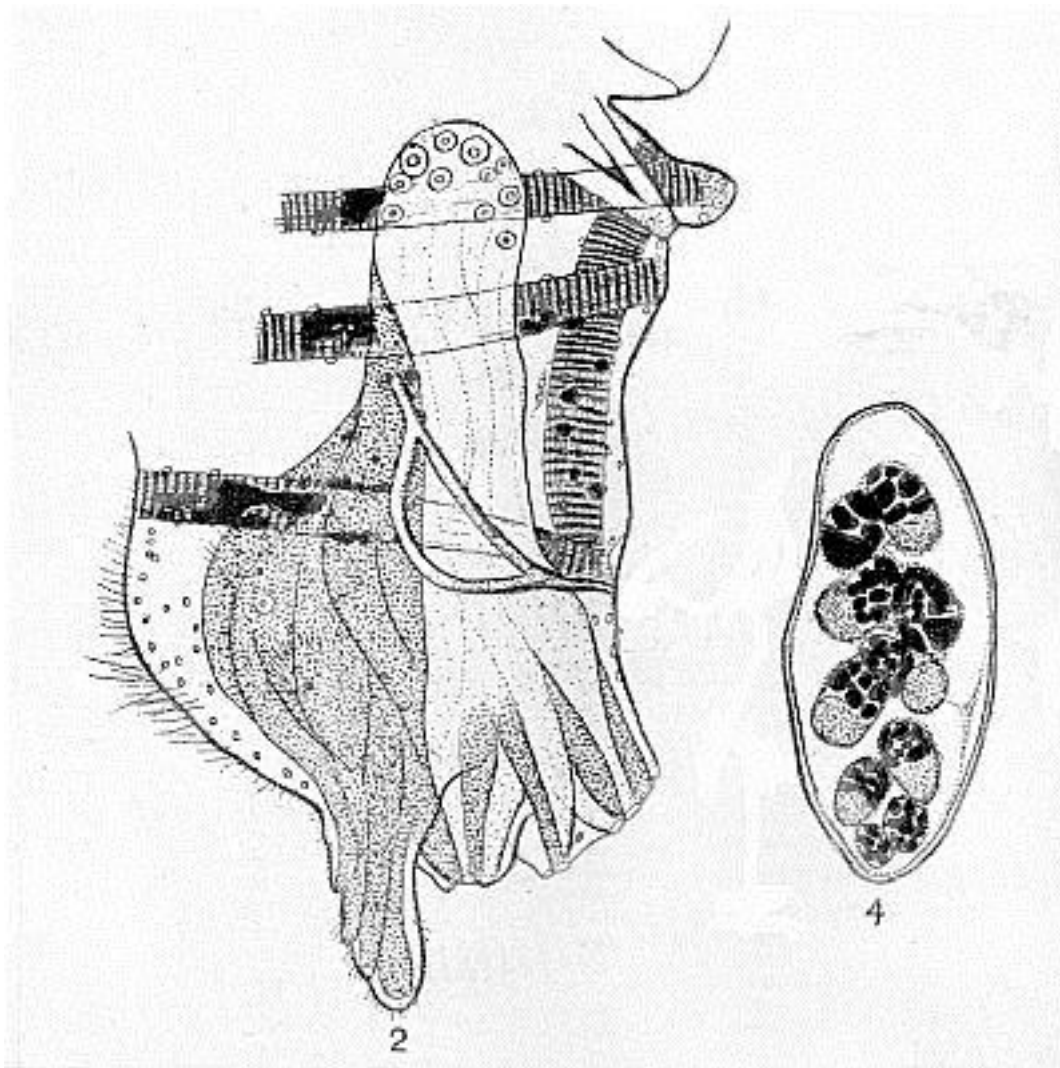


Рис. 22. Светящаяся железа *Cypridina hilgendorffii* (по Яцу). 2, продольное сечение. 4, поперечное сечение.

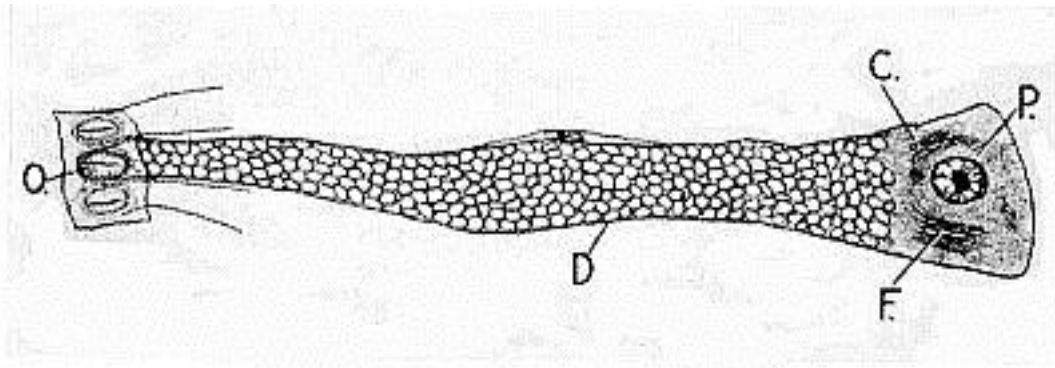


Рис. 23. Одиночная увеличенная клетка железы *Cypridina* (по Дальгрену). Р - ядро и плазмасома; С - цитоплазма; F - фибриллы секрета; D - резервуарный канал, заполненный крупными желтыми гранулами; О - клапаноподобное внешнее отверстие клетки на поверхности тела.

У *Cypridina hilgendorffii* светящаяся железа расположена на верхней губе около рта. Он состоит из удлинённых (около 0,7 мм в длину) веретенообразных клеток, каждая из которых открывается отдельной порой со своего рода клапаном. Отверстия расположены на пяти выступах. Мышечные волокна проходят между клетками железы таким образом, что при сжатии секреция может быть вытеснена. В морской воде выделения ярко светятся, и японцы называют эти формы *уми хотару*, или морскими светлячками. Рис. 22 представляет собой схему, показывающую структуру. Ватанабэ (1897), который первым изучил эту форму, а также Яцу (1917) описали два вида гранулосодержащих клеток, один с большими желтыми шариками диаметром 4-10 мкм (рис. 23), другой с маленькими бесцветными гранулами диаметром 0,5 . Я наблюдал в живой форме эти два типа, а также большие бесцветные шарики того же размера, что и желтые шарики. Все они растворяются при попадании в морскую воду. Дальгрен[5] описал из разделов четыре типа клеток, содержащих (1) крупные шарики, (2) мелкие гранулы, (3) жироподобный материал, (4) слизистый материал. В настоящее время невозможно точно определить значение и природу этих типов веществ. По крайней мере, одно, возможно, два, связаны с производством света. Остальные, возможно, могут образовывать пищеварительные жидкости, которые воздействуют на пищу животного.

[5] Личное сообщение скоро будет опубликовано.

Обращаясь теперь к животным, обладающим световыми клетками с внутриклеточной люминесценцией, мы в целом обнаруживаем, что такие световые клетки локализованы, образуя определенные световые органы, и что они могут быть одиночными, как у обычных светлячков, парными, как переднегрудные световые органы *Pyrophorus*, или рассеянными по поверхности тела, как у столь многих креветок, головоногих моллюсков и рыб, когда их часто называют фотофорами. Сами световые элементы часто ассоциируются с отражателями, линзами, непрозрачными экранами и цветными экранами.

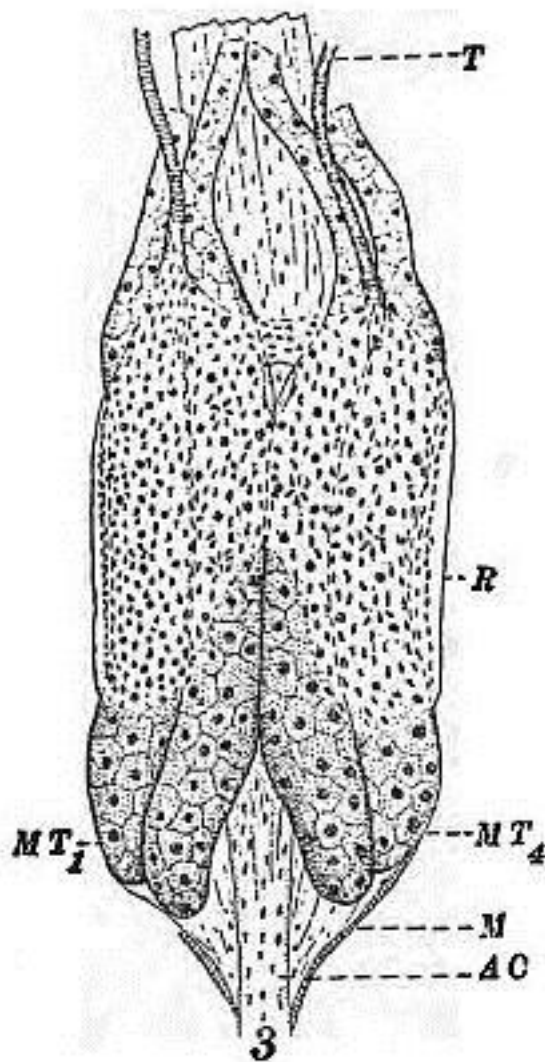


Рис. 24. Дистальная часть мальпигиева канальца *Bolitophila*, демонстрирующая модификацию с образованием фотогеничного органа (по Уилеру и Уильямсу). MT_1 , MT_4 , мальпигиевы канальцы, образующие фотогеничный орган; R , отражатель; M , мышца; T , трахея.

Насекомые обладают простейшими типами внутриклеточных световых органов, массой фотогеничных клеток, которые у обыкновенного светлячка (жука-лампириды) из Восточной части Северной Америки, вероятно, развились из жирового тела, в то время как у новозеландского светлячка, личинки мухи-типуиды (*Bolitophila luminosa*), часть клеток мальпигиевых канальцев приобрели фотогеничность (Уилер и Уильямс, 1915). Это проиллюстрировано на рис. 24.

Фотогеничный орган светлячка состоит из двух видов клеток: дорсальной массы мелких клеток глубиной в несколько слоев, отражающего слоя, и вентральной массы крупных клеток с нечеткими границами, фотогеничного слоя (рис. 25). Фотогеничные клетки содержат массу гранул, сферических у самцов и коротких стержней у самок. Фотогенные клетки разделены на группы большими трахеальными стволами, которые переходят в орган освещения и

разветвляются, образуя трахеолы, соединенные с концевыми клетками трахеи. Точное распределение варьируется у разных видов, но у всех расположение таково, что обеспечивает очень обильное поступление кислорода. Каждая группа фотогеничных клеток окружена прозрачной эктоплазмой, не содержащей гранул. Трахеолы проходят через это и либо заканчиваются открыто внутри фотогенных клеток, либо анастомозируют с трахеолами из соседних трахей. В орган входят нервы, но нет кровеносных сосудов, которых нет у насекомых. Трудно определить, снабжают ли нервы конечные клетки трахеи или фотогенные клетки.

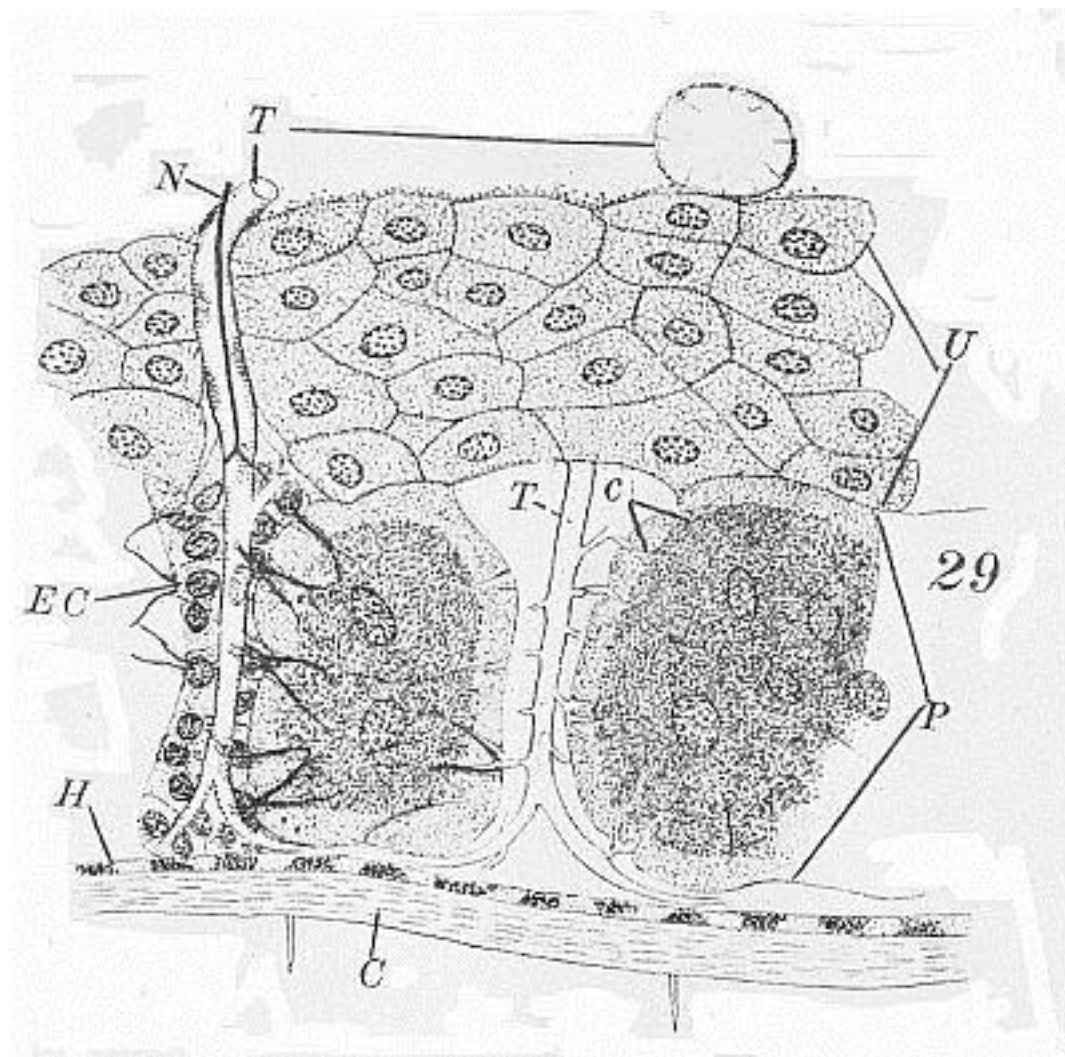


Рис. 25. Вид в разрезе фотогеничного органа светлячка (по Уильямсу), показывающий отражающий или кристаллический слой (*U*) вверху и фотогеничные ячейки (*P*) внизу. *C*, кутикула; *T*, трахея; *c*, капилляры концевых клеток трахеи; *H*, гиподерма; *EC*, концевые клетки трахеи; *N*, нерв.

Дорсальный отражающий слой состоит из клеток, содержащих многочисленные мельчайшие кристаллы какого-либо пуринового основания, либо ксантина, либо уратов, либо и того и другого. Они имеют молочно-белый вид, и хотя они, безусловно, не являются хорошими отражателями в оптическом смысле, они действуют как белый фон, рассеивают падающий свет и частично предотвращают его проникновение во внутренние органы светлячка. Хотя несколько кристаллов, похожих на кристаллы отражающего слоя, обнаружены в фотогенных клетках и в

других клетках организма, известно, что фотогенные клетки не трансформируются в отражающие клетки. Эти два слоя отчетливы и постоянны с ранней стадии развития.

Достаточно любопытно, что световой орган личинки светлячка (светлячкового червя) совершенно отличается от органа взрослой особи. Как и многие другие структуры у насекомых, взрослый орган развивается заново из потенциальных фотогеничных клеток в период куколки. Даже яйцо светлячка светится постоянным светом, и в период куколки иногда можно увидеть свет, исходящий из грудной области.

У светлячка нет настоящей линзы, свет просто проникает через кутикулу, которая прозрачна над световым органом, тогда как на остальной части тела она темная и пигментированная. У глубоководной креветки, *Acanthephyra debelis*, со световыми органами, разбросанными по поверхности тела, кутикула, покрывающая световой орган, образует вогнуто-выпуклую линзу, за которой находятся фотогеничные клетки (Кемп, 1910). Как видно из [рис. 26](#), линза состоит из трех слоев, что предполагает возможность коррекции хроматической аберрации — настоящего "ахроматического триплета". В смежной форме, *Sergestes* ([рис. 27](#)), линза состоит из двух слоев и имеет двойную выпуклость. Оптические исследования этих фонарей были проведены компанией Trojan (1907). Направление световых лучей показано на [рис. 28](#). Хрусталики этих органов также голубоватого цвета, что наводит на мысль, что они могут служить также цветными фильтрами. За фотогенными клетками находится масса соединительных тканей, через которые поступают в нерв, поскольку свет этих органов находится под контролем животного и может излучаться "по желанию".

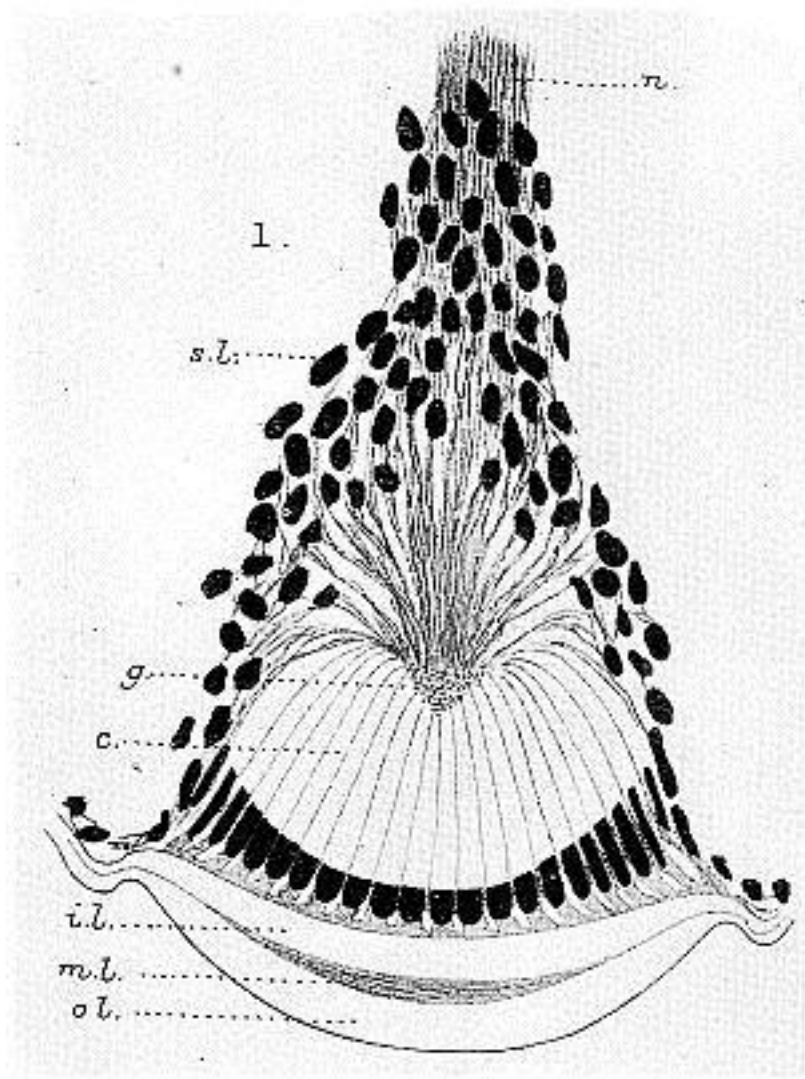


Рис. 26. Вид в разрезе фотогенного органа *Acanthephyra debelis* (по Кемпу). *n*, нерв; *s. l.*, оболочечный слой клеток; *g*, конус преломляющих гранул на конце нервного пучка; *c*, клеточный слой; *i. l.*, *m. l.*, *o. l.*, внутренний, средний и наружный слои хрусталика.

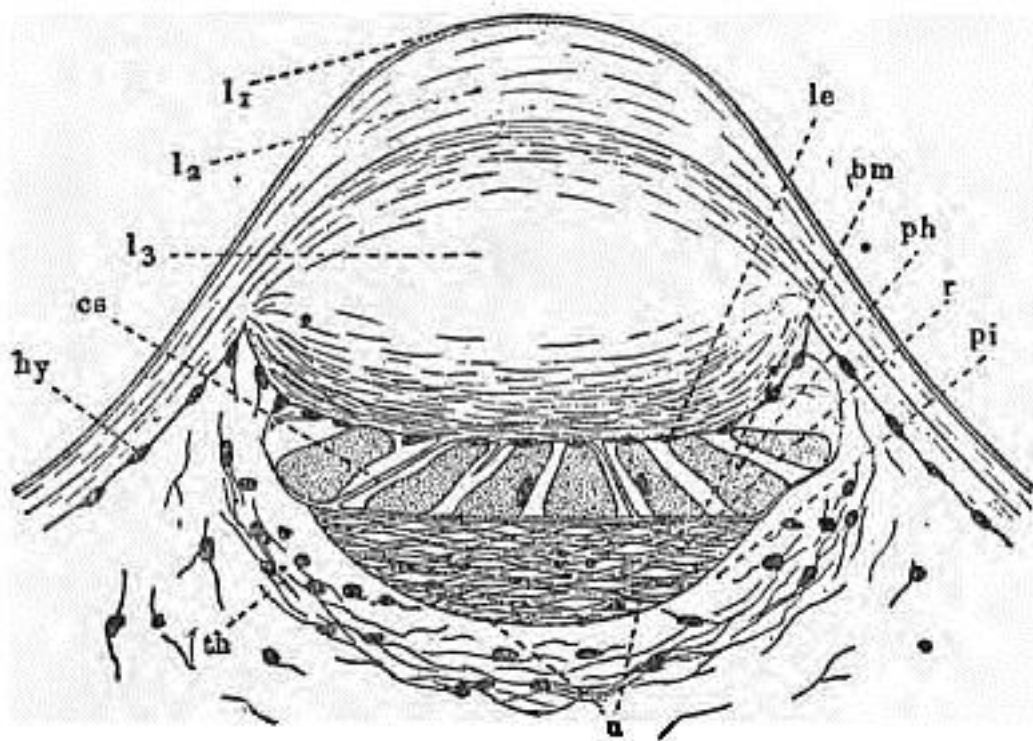


Рис. 27. Вид в разрезе фотогеничного органа *Sergestes prehensilis* (после Терао). *bm*, базальная мембрана; *cs*, соединительные нити фотогенного слоя; *hy*, гиподерма; *l₁*, *l₂*, *l₃*, слои хрусталика; *le*, эпителий хрусталика; *n*, нерв; *ph*, фотогенные клетки; *pi*, пигментный слой; *r*, отражатель; *th*, тека.

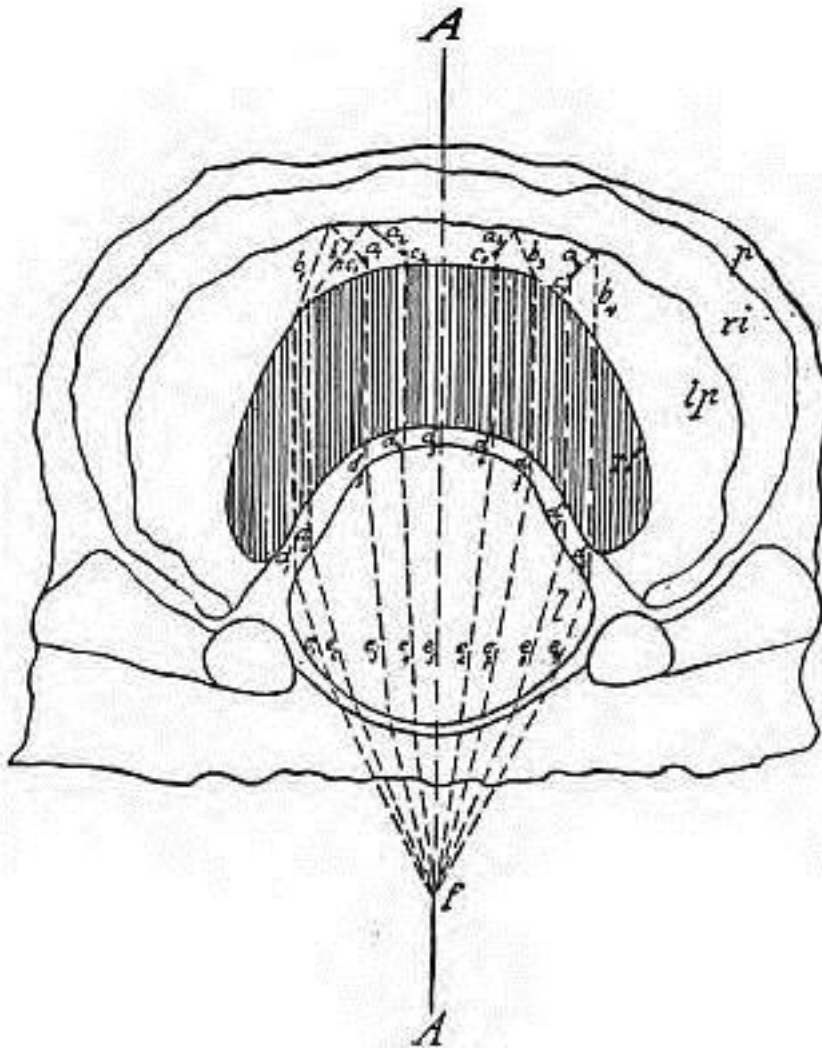


Рис. 28. Схема фотогеничного органа *Nyctiphanes Conchii*, показывающая пути прохождения световых лучей, возникающих в слое световых клеток (после тройня). *p*, пигмент; *ri*, внутренний отражатель; *lp*, световые клетки; *rf*, рефрактор; *f*, фокус; *l*, линза; *A—A*, ось; *a*-*a*₄, *b*₁-*b*₄, световые лучи, отраженные от *ri*; *c*₁-*c*₄, световые лучи, проходящие непосредственно наружу; *d*₁-*d*₉ и *e*₁-*e*₉, световые лучи, прошедшие рефрактор и линзу соответственно.

Все градации сложности световых органов можно найти от состояния, только что описанного у креветок, до состояния, характерного для кальмаров и рыб. Рис. 29 и 30 - это части двух более сложных видов, встречающихся у кальмаров. Объяснение, данное различным структурам, принадлежит Чуну (1903), которому мы обязаны тщательным гистологическим исследованием этих форм. Следует отметить, что в дополнение к фотогеничным тканям и хрусталику существуют различные типы отражающих клеток и пигментная линия по всей внутренней поверхности органа, эффективно экранирующая ткани животного от света. В одной форме (рис. 30) хромофоры находятся примерно в той области, где испускается свет, и они, без сомнения, служат цветными фильтрами. Также имеется обильное кровоснабжение и нервы, идущие к органу. Инжир. 30 и 31 представляют собой разрезы легких рыб.

Таким образом, мы видим, что органы света могут быть очень простыми и также очень сложными. Последнее, должно быть, развилось из первого, хотя не всегда возможно указать на промежуточные стадии. В рамки этой книги не входит обсуждение биолюминесценции в ее эволюционных аспектах. Однако, возможно, стоит вкратце указать на то, что известно об использовании света животным. Есть четыре возможности.

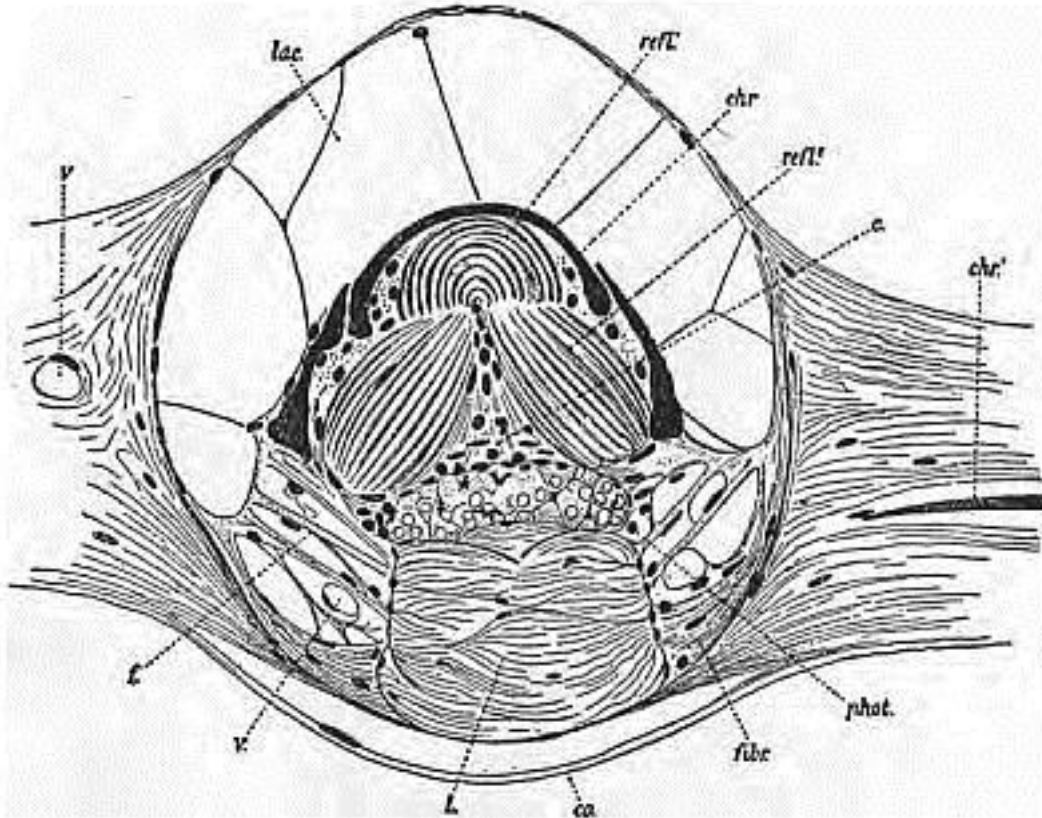


Рис. 29. Вид в разрезе фотогеничного органа кальмара, *Abraliopsis* (после Чуна.) *отблески*¹, *отблески*², отражатели; *лак.*, лакунарные пространства; *хр.*, пигментный экран хроматофоров; *хр.*¹, хроматофор; *фото.*, фотогеничные клетки; *л.*, хрусталик; *со.*, кутикула; *в.*, кровеносный сосуд; *фибр.*, соединительная ткань.

(1) Свет может быть совершенно бесполезным, чисто случайным, сопровождением какой-либо необходимой или даже ненужной химической реакции.

Это, по-видимому, относится к светящимся бактериям и грибам и, возможно, к подавляющему большинству форм, которые составляют морской планктон, *ночнушки*, динофлагелляты, медузы, гребенофоры и даже сидячие морские загоны.

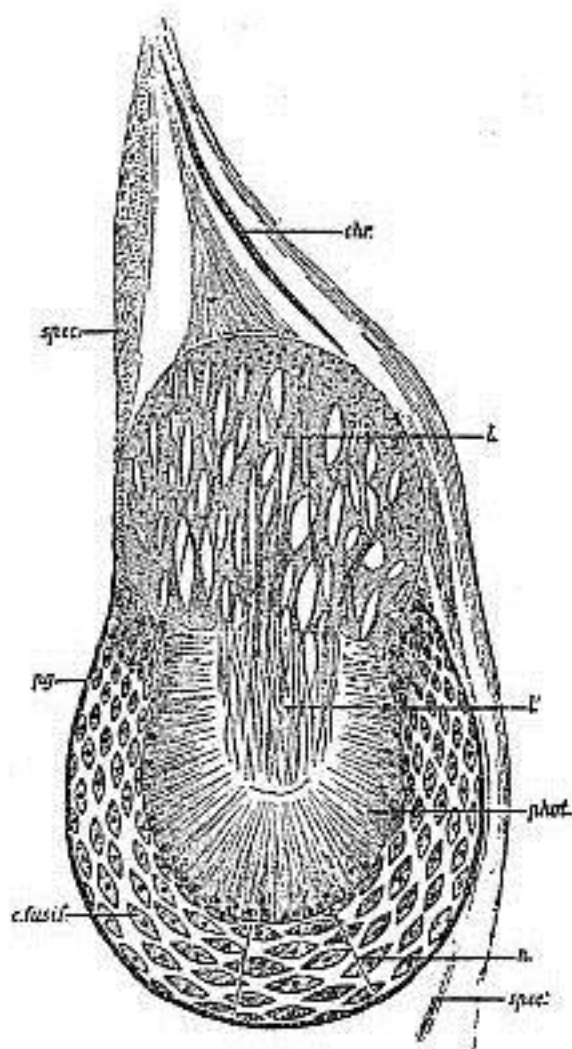


Рис. 30. Вид в разрезе фотогеничного органа кальмара, *Calliteuthis* (после Чуна). фот., фотогеничные ячейки; *l*, *l'*, хрусталик; *n*, нерв; спец., "Шпигель"; стр., пигментированный экран; *c. fusif.*, веретенообразные отражательные ячейки; хр., цветной хроматофорный экран.

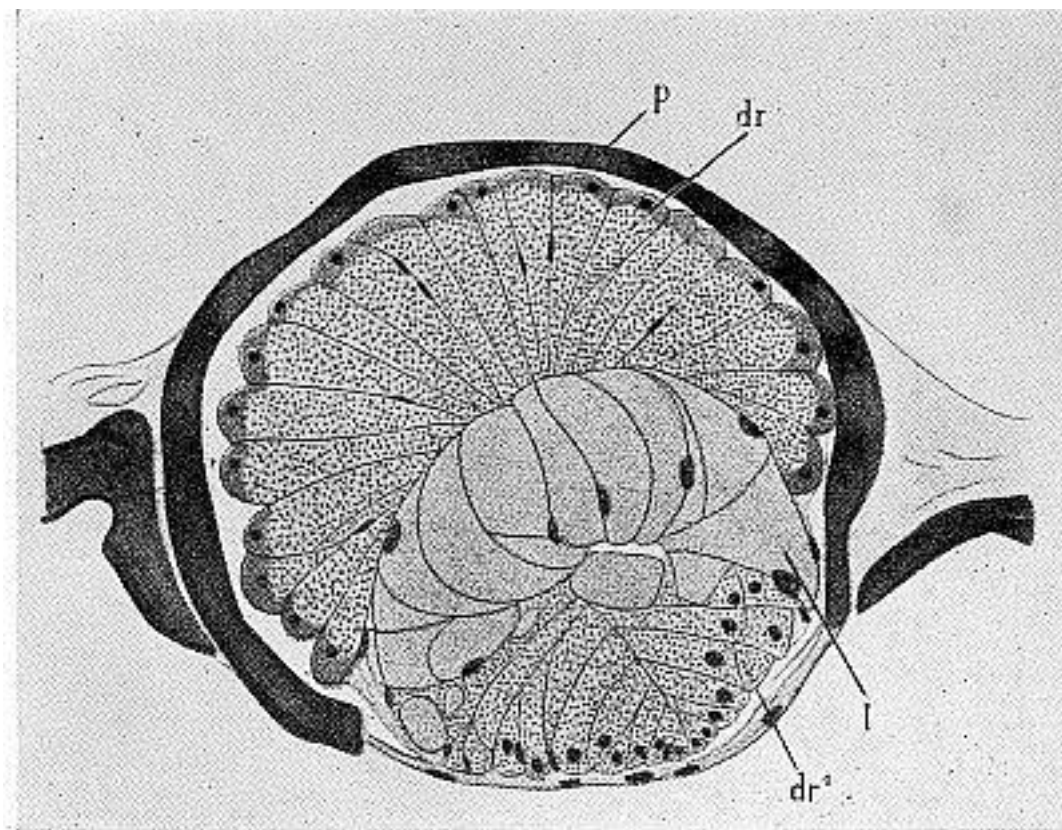


Рис. 31. Вид в разрезе фотогеничного органа рыбы, *стомы* (по Брауэру). *p*, пигментный экран; *dr*, *dr¹*, фотогеничные клетки железы; *l*, хрусталик.

Мы знаем, что светящиеся бактерии иногда теряют способность к освещению и что на определенных питательных средах они развиваются в несветящиеся формы. Люминесценция для них не обязательна. То же самое верно для некоторых грибов, но *Noctiluca* и другие животные неизвестны в несветящемся состоянии, хотя мы не видим определенной ценности для организма этой способности свечения.

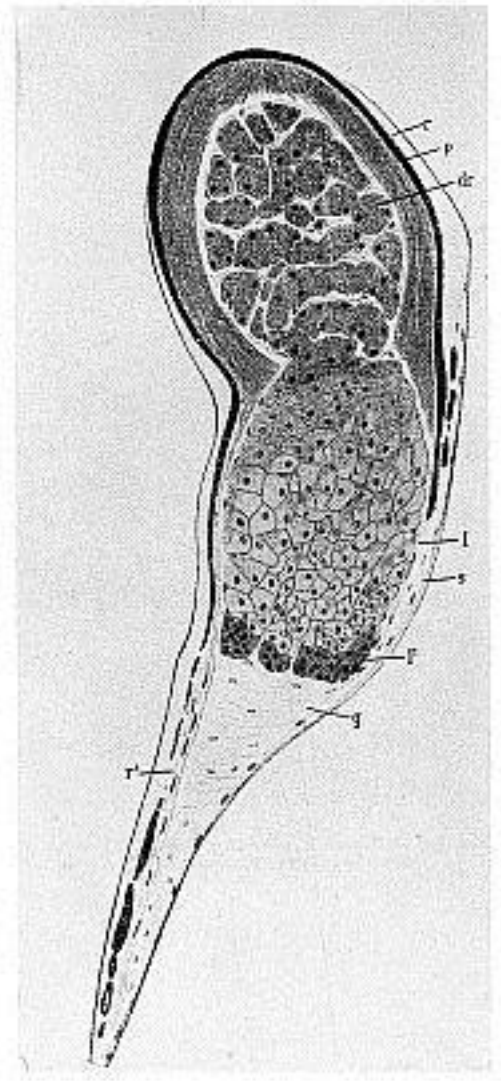


Рис. 32. Вид в разрезе фотогенного органа рыбы, *Argyrophilecus affinis* (по Брауэру). *p*, пигментированный экран; *др.*, фотогенные клетки; *r*, *r'*, отражатель?; *l*, хрусталик?; *s*, склера; *g*, соединительная ткань.

Однако в случае морских загонных мы могли бы предположить, что свет действует как средство привлечения мелких организмов, которыми питается морской загон, хотя эти существа светятся только при некоторой стимуляции, что скорее отвлекает от приведенного выше предположения.

(2) Свет может действовать как предупреждение, отпугивающее хищных животных, которые в противном случае питались бы светящимся организмом. Возможно, так обстоит дело в морских загонных, хотя эти формы обладают нематоцитами, которые должны служить адекватной защитой. Морской червь, *Chætopterus*, ярко светится и всю свою жизнь проводит в непрозрачной пергаментной трубке. Если бы эта трубка была разорвана хищной формой, мы могли бы предположить, что нападающее животное было бы встревожено светом и воздержалось бы от уничтожения червя. *Chætopterus*, однако, не мог восстановить другую трубку, и ее свет защищал ее только в ночное время. Этих случаев будет достаточно, чтобы указать на трудности и запутанность проблемы. Возможно, мы можем добавить еще одно предположение и предположить, что свет некоторых рыб на самом деле предназначен для

ослепления или отвлечения внимания их врагов или ослепления форм, которыми они питаются. До тех пор, пока это использование светящихся органов действительно не было замечено, мы не можем доверять этому.

(3) Свет может служить средством распознавания или половым сигналом для объединения полов для спаривания. Из работы Маста и Макдермотта следует, что это имеет место у обычных светлячков, и это может иметь место у рыбы-жабы, *Porichthys*, которая светится только в период нереста, и у червя, *Odontosyllis*, из Бермудских островов, который ярко светится во время роения, когда откладываются яйца и сперма. В другое время он не светится (Гэллоуэй и Уэлч, 1911)

(4) Наконец, возможно, что животные со сложными светящимися органами, такие как кальмары, рыбы и креветки, на самом деле используют их в качестве фонарей. Важно отметить, что большинство из них являются глубоководными формами, обитающими в области вечной темноты, и совершенно логично предположить, что они используют свои световые органы для освещения.

Вся проблема использования и назначения светящихся органов чрезвычайно сложна и трудноразрешима. Возможно, мы сказали достаточно, чтобы указать на это, и можем добавить, что в большинстве случаев, поскольку мнение основано на фактических доказательствах и наблюдениях, мнение непрофессионала имеет такую же большую ценность, как и мнение ученого.

ГЛАВА V

ХИМИЯ ПРОИЗВОДСТВА СВЕТА, ЧАСТЬ I

Два эксперимента, оба проведенные очень рано в истории биолюминесценции, имеют большое значение для понимания природы света животных. Бойль (1667), как уже упоминалось, доказал необходимость воздуха для свечения дерева и рыбы, а Спалланцани (1794) показал, что части светящейся медузы не дают света при сушке, но при повторном увлажнении будут излучать свет, как и раньше. Таким образом, мы видим, что для производства света необходимы воздух (кислород), вода и некоторые фотогеничные вещества. Эксперимент Спалланцани, который был подтвержден для очень многих форм свечения, показывает также, что свечение у животных не является *жизненно важным* процессом в том же смысле, в каком жизненно важным процессом является передача нервного импульса. При высушивании или мацерации нерв теряет свое характерное свойство проводимости, в то время как светящиеся клетки все еще обладают способностью люминесцировать после высушивания или мацерации. Используя терминологию старой физиологии, мы можем сказать, что "живая протоплазма" не нужна для производства света.

Большой интерес представляют эксперименты Бойля (1626-91), особенно те, в которых он изучал поведение блестящей древесины под приемником своего воздушного насоса. 29 октября 1667 года он писал:

"Эксп. И.: закупив кусок *сияющего дерева*, величиною с грош или меньше, что давало яркий свет, (*погнилое дерево*), мы ставим его в некрупных *ресивер*, так как он держался от

прикосновения цемента; и *насос* устанавливаются за работу, мы наблюдали не за 5 или 6 первых Exsuctions воздуха, это великолепие входит древесина была явно уменьшилась (хотя он никогда не был вовсе выросло;) а про 7-й сосать, казалось, светиться более тускло, а потом ответил на наши ожидания, потеряв его Света все больше и больше, а воздух был еще дальше откачали, пока на расстоянии около 10 Exsuction, (хотя счет выноса свечи из комнаты, а черный Cloaths и шляпы, мы сделали место темноте, как могли, пока) мы не могли воспринимать любой свет вообще исходить из *дерева*.

"Опыт. II.: Поэтому мы постепенно впускали наружный Воздух и имели удовольствие видеть, как, казалось бы, потухший Свет оживает так быстро и совершенно, что нам это показалось почти как небольшая вспышка Молнии, и Великолепие Дерева казалось скорее большим, чем совсем меньшим, чем до того, как его поместили в Приемник".

Бойл доказал, что свет от дерева способен проходить через вакуум, а позже показал, что "сияющая рыба" ведет себя как "сияющее дерево", но что кусок добела раскаленного железа не восстановит свой свет при повторной подаче воздуха в отработанный ресивер и что железо потеряло свой блеск под воздушным насосом просто потому, что остыло. Однако кусок тлеющего угля действительно терял свой свет в отсутствие воздуха и восстанавливал его при повторном впуске воздуха, при условии, что воздух не удалялся слишком долго. Бойл, очевидно, был впечатлен сходством процесса выделения света в тлеющем угле и сияющей древесине, поскольку он проводит сравнение между ними, которое выявляет фундаментальное сходство процессов горения.

"Сходства:

VII. Я заметил, что *Кусок блестящего дерева и горящий уголь* совпадают или *похожи друг на друга*, главным образом, на эти *пять*:

1. Они оба *светила*, то есть *дать свет*, как это (если можно так сказать) , *проживающих в них*; и вроде не *смотрит-очки*, или *белые тела*, которые заметны только *инцидент лучи из Солнца*, или некоторые другие *светящиеся тела*, которые они *отражают....*

2. И *сияющему дереву и горящему углю* требуется присутствие воздуха (и притом такой *плотности* чтобы они продолжали *сиять*)....

3. И *сияющее дерево и горящий уголь*, будучи на время лишены своего *Света* из-за удаления прилегающего *воздуха*, могут вскоре восстановить его, впуская в себя *свежий воздух....*

4. Как *быстрорастворимый уголь* так и *блестящие дрова* легко гасятся *водой* и *многими другими жидкостями....*

5. Как *негорючий Уголь* не должен *гаснуть* от *Холода Воздуха*, когда он выше обычного, так и *Кусок блестящего дерева* не должен быть лишен своего *Света* из-за того же *Качества Воздуха....*

Отличия:

1. Первое различие, которое я заметил между *тлеющим углем и сияющим деревом*, заключается в том, что в то время как *огонек первого* легко *гаснет* при *сжатии* (as is obvious in the Practice of suddenly *extinguishing* a piece of Coal by treading upon it), I could not find that such a

Compression as I could conveniently give without losing sight of its operation, would *put out свет*, даже от маленьких Кусочков блестящего Дерева....

2. Следующее отличие от *rotten Wood* and a *kindled Coal* is, that the latter will, in a very few *Minutes*, be totally *extinguished* by the withdrawing of the *Air*; whereas a Piece of *shining Wood*, being eclipsed by the Absence of the *Air*, and kept so for a Time, will immediately *recover* свой свет если снова впустите в него воздух в течение получаса после того, как он был впервые извлечен

3. Следующее отличие о котором следует упомянуть, заключается в том, что *тлеющий уголь*, помещенный в маленький закрытый стакан, не будет продолжать *гореть* в течение очень многих минут; но Кусок блестящего дерева будет продолжать сиять в течение нескольких целых дней....

4. Четвертое отличие может заключаться в следующем: в то время как Уголь при горении выделяет дым или выдохи, светящееся дерево этого не делает.

5. Пятое, вытекающее из первого, заключается в том, что, в то время как уголь в сиянии расходуется с большой скоростью, сияющая древесина этого не делает

6. Последнее различие, на которое я обращаю внимание между телами, сравнивавшимися до сих пор, состоит в том, что негорючий уголь на самом деле очень горячий; тогда как я не наблюдал, чтобы раскаленное дерево было хотя бы ощутимо тепловатым.

Следует четко иметь в виду, что если мы поместим светящиеся организмы, скажем, бактерии или грибы, в атмосферу, лишенную кислорода, и обнаружим, что свет не вырабатывается, это может просто означать, что нарушаются определенные функции клетки, включая производство света, но не обязательно указывать на то, что кислород действительно расходуется в процессе фотогенерации. Однако, если мы обнаружим, что экстракты светящихся клеток или светящиеся выделения, лишенные клеток, перестают светиться при удалении кислорода и снова люминесцируют при его возвращении, мы можем быть совершенно уверены, что сам процесс фотогенизации требует свободного кислорода. Поскольку светящиеся экстракты светлячков, пеннатулид, остракод, *Pholas* и других не выделяют света при удалении кислорода, мы можем с уверенностью заключить, что для получения такого свечения необходим кислород. Бактерии, грибы и *Noctiluca*, свет которых также исчезает в отсутствие кислорода, хотя они и являются целыми клетками, мы можем по аналогии предположить, что им также требуется кислород в процессе фотогенизации.

Некоторые из более ранних исследователей светлячков и *Noctiluca* получали свет даже после помещения этих организмов в отсутствие кислорода, но они не понимали, насколько мало кислорода необходимо для производства света. Трудно удалить из воды следы кислорода, которых, тем не менее, достаточно, чтобы вызвать свечение. Если организмов много, как в эмульсии из светящихся бактерий, они сами израсходуют весь кислород, и жидкость вскоре перестанет светиться, за исключением поверхности, соприкасающейся с воздухом. Мы можем получить представление о количестве кислорода, необходимом для люминесценции, из эксперимента Бейеринка (1902). Он смешал светящиеся бактерии с эмульсией из листьев клевера, содержащей хлоропласты, и держал их в темноте до тех пор, пока не израсходовался

весь кислород и бактерии не перестали светиться. Если теперь на долю секунды зажечь спичку, то в результате фотосинтеза образуется достаточное количество кислорода, чтобы бактерии на короткое время начали люминесцировать.

Точные данные о минимальной концентрации кислорода для люминесценции привести невозможно. Люминесцентный секрет *Cypridina hilgendorffii* по-прежнему будет выделять много света, если водород содержит всего 0,4%. через него пропускается большое количество кислорода, то есть парциальное давление кислорода составляет 1/250 атмосферы (3,04 мм рт. ст.). Однако добавления свежей эмульсии дрожжевых клеток к светящемуся секрету *Cypridina* достаточно, чтобы быстро погасить свет, потому что дрожжи способны использовать последние остатки кислорода в смеси. Свет появляется только тогда, когда при перемешивании мы заставляем растворяться больше воздуха. Минимальная концентрация кислорода для свечения *Cypridina* находится где-то между 3,04 мм и количеством, которое живые дрожжи не могут извлечь из раствора, то есть концентрацией, приближающейся к нулю. Вероятно, это ближе к последней цифре.

По мере увеличения давления кислорода с 0 примерно до 7 мм, интенсивность люминесценции *Cypridina* увеличивается, и при последнем показателе свет такой же яркий, как если бы раствор был насыщен воздухом (152 мм рт.ст.). Таким образом, для свечения требуется только низкое давление кислорода, и сходство с насыщением гемоглобина кислородом очевидно. Подобно тому, как гемоглобин при низком давлении почти насыщается кислородом и приобретает ярко-красный цвет, так и светящийся материал при низком давлении насыщается кислородом и интенсивно светится.

Бойл также провел множество экспериментов, чтобы показать, что воздух необходим для жизни животных и прорастания семян, и показал, что многократно вдыхаемый воздух непригоден для дальнейшего дыхания. Примерно в то же время Р. Гук открыл истинное значение дыхательных движений и, непрерывно прогоняя струю воздуха через легкие с помощью мехов, смог сохранить животным жизнь. Он приходит к выводу, "что, поскольку простое движение *легких* без притока свежего воздуха ничего не вносит в жизнь Животного, оказалось, что оно выживает так же хорошо, как и тогда, когда они не двигались, как и тогда, когда они были; поэтому непосредственной причиной смерти было не опущение или неподвижность *легких* или остановка циркуляции крови через *легкие*, а недостаток достаточного количества свежего воздуха". Причина смерти от коллапса легких не может быть установлена лучше, чем сегодня. Таким образом, горение, дыхание и свечение плоти или дерева рано были признаны взаимосвязанными явлениями.

Хотя "силвестровый газ" (CO_2) при сжигании древесного угля и брожении вина был известен ван Гельмонту (1577-1644) и Мэйю (1646-1679), которые в 1674 году показали, что "spiritus nitroærens" (кислород) отвечает за жизнь животных и за горение, прошло столетие, прежде чем стало известно истинное значение этих газов. Тем временем была разработана флогистонная теория горения, Блэк (1728-1799) в 1755 году заново открыл углекислый газ ("неподвижный воздух") в выдыхаемом воздухе, а Пристли (1733-1804) и Шееле (1742-1786) оба заново открыли кислород ("дефлогистированный воздух") в 1774 году. Примерно в то же время Лавуазье опроверг доктрину флогистона и показал, что при горении органических веществ образуются вода и CO_2 .

Позже было осознано, что это медленное сгорание происходит не в легких или в крови, а в самих клетках тканей, и дыхание в химическом смысле стало означать это универсальное медленное сгорание в клетках тела, а не дыхательные движения самих легких. При анаэробном дыхании выделяется CO_2 , но кислород не поглощается. При аэробном дыхании поглощается кислород и выделяется CO_2 . Кроме того, мы знаем о многих веществах, которые окисляются, поглощая кислород без выделения CO_2 . Мы видели, что кислород должен поглощаться животными для свечения, и теперь мы можем спросить, выделяется ли CO_2 и какова связь между дыханием и производством света.

Чтобы определить, выделяется ли CO_2 во время люминесценции, необходимо работать с достаточно чистыми светящимися материалами, полученными из светящихся организмов. Невозможно использовать сами живые организмы, поскольку постоянно вдыхаемый CO_2 становится очень тревожным фактором. Из *Cypridina*, небольшого ракообразного, можно приготовить два растворимых в воде вещества (*люциферин* и *люцифераза*), которые при смешивании будут давать яркое свечение. После возникновения люминесценции можно определить концентрацию ионов водорода в двух растворах по отдельности и в их смеси.

Если во время люминесценции образуется CO_2 , концентрация ионов водорода в светящемся растворе должна увеличиться. Измерения, проведенные электрометрически с помощью водородного электрода, не показали какого-либо повышения кислотности. Рн обоих растворов и их смеси составляет 9,04. Это указывало бы на то, что CO_2 не образуется. Поскольку оба светящихся раствора содержат белки, а сами светящиеся вещества, вероятно, являются белками, которые обладают высокой буферной ценностью, метод такого рода не является слишком чувствительным. Однако мы можем определенно заявить, что образуется недостаточно CO_2 для обнаружения и что это может быть связано с буферным действием самих светящихся веществ. В конце концов, если люминесценция не связана с дыханием, нам вряд ли следует ожидать образования CO_2 .

Другим методом контроля образования CO_2 является измерение количества тепла, выделяемого при люминесценции. Вещества, сгорающие при дыхании, выделяют значительное количество тепла, один грамм глюкозы в соотношении с CO_2 и H_2O составляет целых 4000 калорий. В [главе III](#) мы видели, что при свете светлячка инфракрасное излучение не возникает. Однако это не означает, что в результате реакции, приводящей к люминесценции, не выделяется тепло. Изменение температуры на несколько тысячных или сотых градуса не приведет к появлению измеримого излучения. Кобленц (1912) впервые изучил проблему выработки тепла в светлячке, используя термопару в качестве измерительного прибора. Он пришел к выводу, что температура насекомого была немного ниже температуры воздуха и что светящиеся сегменты были немного горячее несветящихся сегментов, тогда как мертвый светлячок имеет ту же температуру, что и его окружение. Во время вспышки firefly не удалось установить никакого определенного повышения или понижения температуры. Однако дальнейшая работа над firefly оставляет желать лучшего.

Использование живого животного для таких измерений создает возможный источник ошибки, поскольку любое сокращение мышц животного будет выделять тепло, которое может усиливать повышение или маскировать снижение температуры во время свечения. Использование экстрактов светящихся животных, содержащих упомянутые выше люциферин и люциферазу, позволяет избежать осложнений, связанных с сокращением мышц. Доводя растворы

люциферина и люциферазы до одинаковой температуры и затем смешивая их, можно измерить любое повышение или понижение температуры, происходящее во время люминесценции, возникающей в результате смешивания. Таким образом, мы можем получить некоторое представление о теплоте окисления люциферина.

Поскольку определение тепловыделения представляет значительный интерес, метод будет приведен более подробно. Хотя эксперимент кажется очень простым, на самом деле его несколько сложно провести. Достижение температурного равновесия между двумя растворами происходит очень медленно, если требуется получить их с точностью до $0,001^{\circ}\text{C}$ при той же температуре. После многих попыток следующая схема устройства (рис. 33) была признана наиболее удовлетворительной. Примерно 10-градусный раствор люциферина помещали во внутреннюю трубку (D) специального несеребряного термоса (A). Примерно 1 ч.л. раствора люциферазы помещали в очень тонкостенную стеклянную пробирку (E), которая была погружена в раствор люциферина и соединена с небольшим двигателем, чтобы ее можно было медленно, но постоянно вращать, перемешивая растворы. Термодатчики (L и M) из медного провода advance (0,008 дюйма) (№ 30, B и S, с эмалевой изоляцией) были парафинированы и помещены в каждую трубку, а медные провода соединены через медный двухпозиционный переключатель (C) с настенным гальванометром Лидса и Нортрупа д'Арсонваля (№ 34637, подвеска из серебряной ленты) сопротивлением 35 Ом и чувствительностью 310 мом. Соединения с постоянной температурой (N) помещали в большую колбу Дьюара (B), заполненную водой примерно той же температуры, что и раствор люциферина. Одно миллиметровое деление шкалы гальванометра равнялось $0,003^{\circ}\text{C}$. Показания деления можно было оценить с точностью до десятых долей. С помощью стеклянной палочки (F), помещенной в пробирку с раствором люциферазы, эту пробирку можно разбить и смешать раствор люциферазы и люциферина.

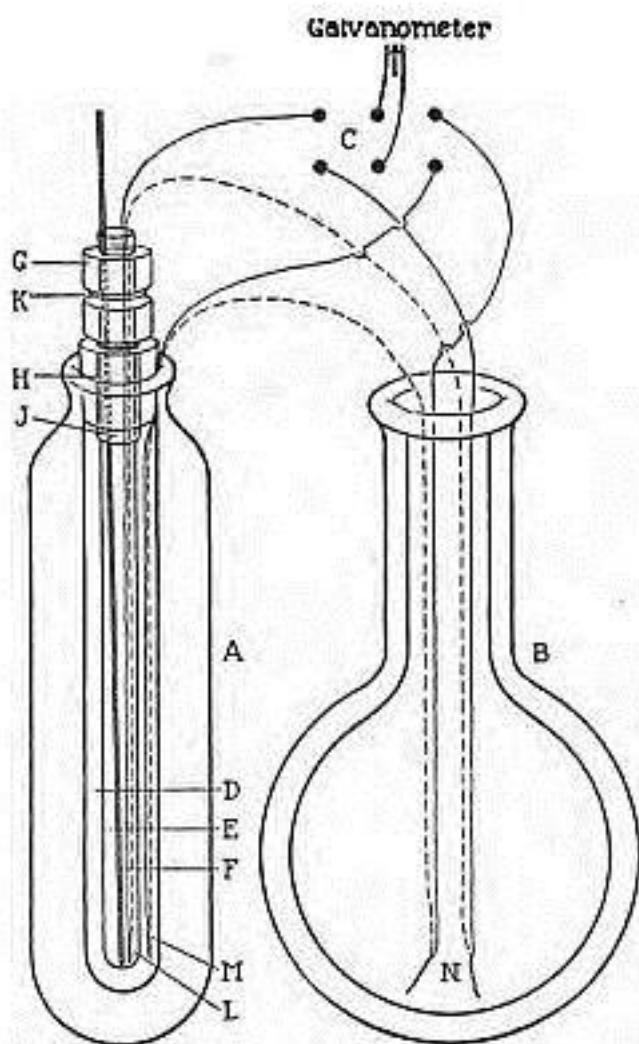


Рис. 33.—Устройство для определения тепловыделения при люминесценции люциферина. А, специальная термос-трубка. Б, колба Дьюара для соединений с постоянной температурой. С, двойной переключатель. D, пробирка с раствором люциферина. Е, пробирка с раствором люциферазы. F, стеклянный стержень для разбивания, например, резиновая пробка с канавкой, K, для шнура шкива. Н, пробка, закрывающая термос. J, латунная втулка в Н, позволяющая вращать Е. L, терморазрыв в растворе люциферазы. М, терморазрыв в растворе люциферина. N, переходы с постоянной температурой.

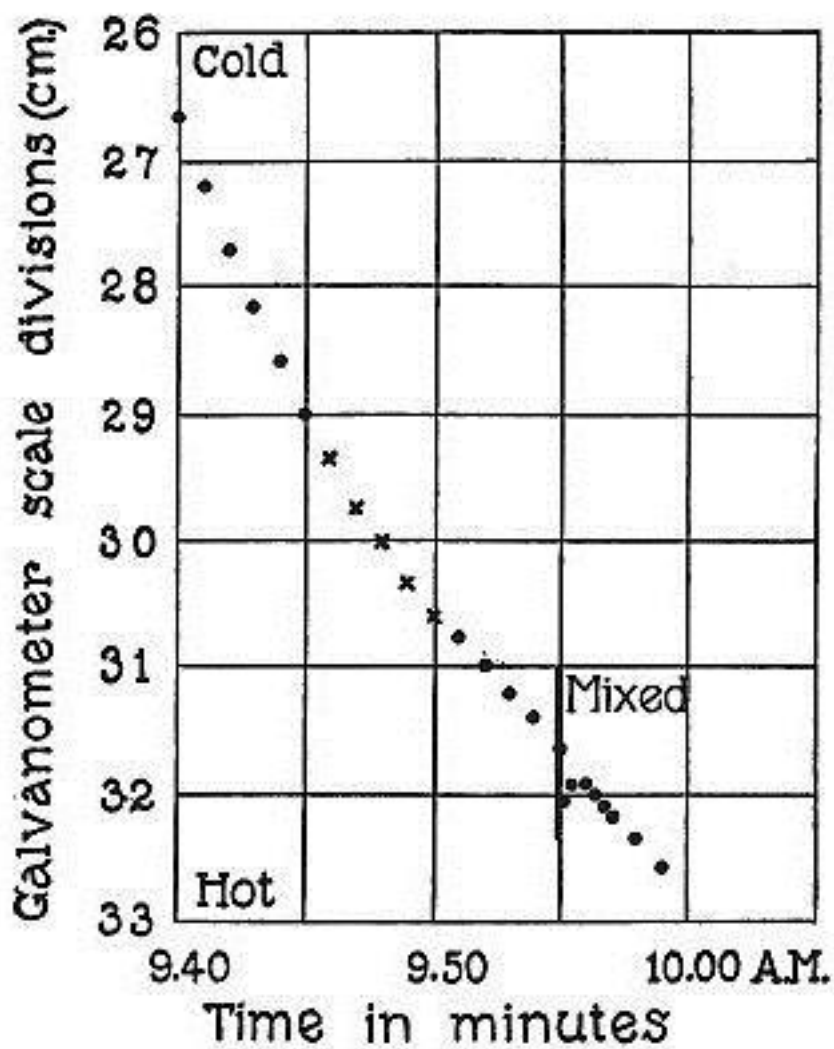


Рис. 34. Кривая, показывающая изменение температуры при смешивании двух пробирок, содержащих воду одинаковой температуры. 0,1 деления шкалы гальванометра = $0,003^{\circ}\text{C}$. Точками обозначены показания термодатчика в трубке D; крестиками — показания термодатчика в трубке E.

Было обнаружено, что даже после того, как растворы люциферазы и люциферина достигли одинаковой температуры в термосе, она не обязательно была такой же, как в помещении, и происходило медленное повышение или понижение, о чем свидетельствовал медленный дрейф катушки гальванометра. Поэтому показания каждой термодатчика на шкале гальванометра снимали с интервалом в одну минуту в течение некоторого времени до и после смешивания растворов люциферина и люциферазы и наносили на график в виде кривых. Контрольные эксперименты также проводились точно таким же образом, как и эксперименты с люциферинном и люциферазой, но в две пробирки вместо люциферина и люциферазы помещали воду. На рис. 34 и 35 приведены типичные эксперименты с водой и с люминесцентными растворами соответственно.

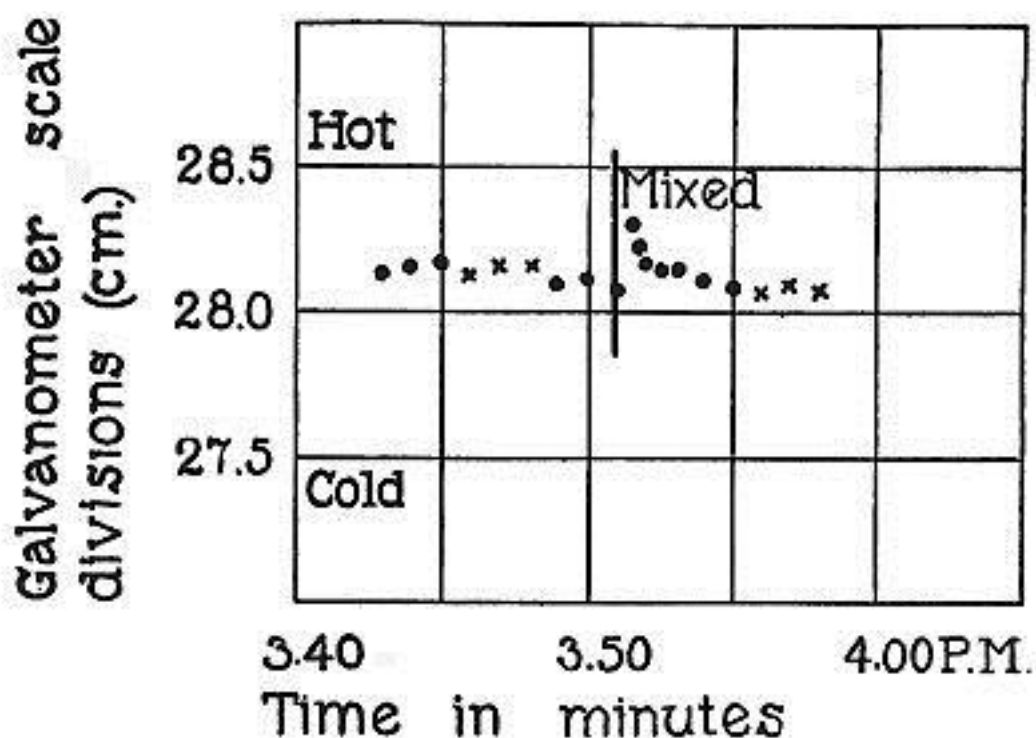


Рис. 35. Кривая, показывающая изменение температуры при смешивании растворов люциферина и люциферазы при одинаковой температуре. 0,1 деления шкалы гальванометра = $0,003^{\circ}\text{C}$. Точками обозначены показания термпары в растворе люциферина; крестиками — показания термпары в растворе люциферазы.

Как в контрольных экспериментах (с водой), так и в экспериментах с люциферинном наблюдалось небольшое повышение температуры при смешивании жидкостей в двух пробирках. Среднее повышение температуры в пяти контрольных экспериментах (с водой) составило $0,0054^{\circ}\text{C}$. а среднее повышение температуры в пяти экспериментах с люциферинном составило $0,0048^{\circ}\text{C}$.

Среднее повышение температуры, без сомнения, связано с выделением тепла от трения при смешивании жидкостей и разрушении стеклянной трубки. Разница в среднем повышении температуры в контрольных экспериментах и в экспериментах с люциферинном настолько мала ($0,0006^{\circ}\text{C}$), что не имеет большого значения. Следовательно, мы можем заключить, что если во время люминесцентной реакции происходит какое-либо изменение температуры, то оно, безусловно, меньше $0,001^{\circ}\text{C}$ и, вероятно, меньше $0,0005^{\circ}\text{C}$, что слишком мало для измерения этим методом.

Для приготовления раствора люциферина два грамма сухого *кипридина* растворяли в 20°C горячей воды и 10°C этого 10-процентного раствора. раствор использовался в термосе в вышеупомянутых экспериментах. Если предположить, что 1% из высушенного *кипридина* является люциферин, 0,01 г люциферина при окислении не смогло повысить температуру на 10°C (в действительности на 11°C , поскольку 1 г раствора люциферазы смешивали с 10 г раствора люциферина при 10°C) $.001^{\circ}\text{C}$. Это означает, что 1 г люциферина высвобождает по меньшей мере менее 10 калорий во время свечения, сопровождающего окисление.

Поскольку 1 грамм глюкозы высвобождает 4000 калорий при полном окислении до CO_2 и H_2O , будет видно, что окисление люциферина представляет собой реакцию, сильно отличающуюся от окисления глюкозы. Как мы увидим, это, вероятно, похоже на окисление восстановленного гемоглобина или окисление лейкометиленового синего в метиленовый синий. Согласно Баркрофту и Хиллу (Barcroft and Hill, 1910), на грамм окисленного гемоглобина образуется 1,85 калории. Мне не удалось найти цифры теплообмена при окислении лейкозных красителей, но они, без сомнения, тоже невелики. Поскольку люциферин не выделяет измеримого количества тепла при окислении, у нас есть очень веские доказательства в поддержку того, что полученные электрометрическими измерениями концентрации ионов водорода, что при свечении светящихся животных не образуется диоксид углерода.

В большинстве клеток животных совершенно очевидно, что люминесценция не сопровождает дыхание, поскольку дыхание - это непрерывный процесс, тогда как свет вырабатывается только при стимуляции. Верно, что при стимуляции дыхание ускоряется, и мы могли бы предположить, что люминесценция является сопровождением ускоренного окисления в дыхательных путях; но это не так, поскольку у светящихся животных повышение температуры на десять градусов по Цельсию ускорит окисление в дыхательных путях на 250 процентов. не обязательно вызывая выработку света.

С другой стороны, у грибов и бактерий, которые постоянно излучают свет, вполне естественно предположить, что свет является сопровождением дыхания, точно так же, как мы знаем, что у этих форм есть тепло. Эта точка зрения была принята такими ранними исследователями, как Фабр в 1855 году, который обнаружил, что светящиеся части гриба, *Agaricus olearius*, выделяют больше CO_2 (4,41 с.с. CO_2 на грамм за 36 часов при 12°C), чем несветящиеся части (2,88 с.с. CO_2 на грамм за 36 часов при 12°C). Этот эксперимент никогда не повторялся, и есть много причин, помимо люминесценции, по которым у одного куса гриба частота дыхания может быть выше, чем у другого куса. Неправда, что быстро дышащие ткани растений, такие как прорастающие семена или початок *арацеи*, светятся, хотя они выделяют значительное количество тепла.

С другой стороны, очень легко доказать, что люминесценция даже у бактерий не связана с дыханием. Так, Бейеринк (1889с) обнаружил, что из нескольких изученных им видов светящихся бактерий один, *Бактерия phosphorescens*, был факультативным анаэробом и мог расти, т.е. размножаться, но не люминесцировать в отсутствие кислорода. Некоторые формы, обычно излучающие свет, будут расти, но не смогут люминесцировать при высоких температурах. Бейеринк (Beijerinck, 1915) недавно обнаружил, что эти особи могут при продолжении культивирования при высоких температурах образовывать несветящиеся штаммы, которые не люминесцируют при повторном воздействии более низких температур, благоприятных для люминесценции. Эти несветящиеся мутанты иногда порождают атавистические ярко светящиеся формы. Бейеринк также обнаружил, что после воздействия на *Photobacter splendidum* ультрафиолетового или сильного солнечного света, лучей радия или мезотория люминесценция продолжается, но роста не происходит. Таким образом, имеется достаточно доказательств того, что рост и дыхание являются свойствами, совершенно отличными и отделимыми от люминесценции. Действительно, дыхание непрерывно увеличивается до относительно высокого максимума, в то время как люминесценция быстро падает выше относительно низкого оптимума. Маккенни (1902) обнаружил также, что *Bacillus phosphorescens* может быстро расти в 0,5% эфир без образования света.

Люминесценцию у бактерий сравнивали с образованием пигмента, поскольку для реализации как хромогенной, так и фотогенной функции необходимы довольно определенные условия культивирования. Некоторые пигментообразующие вещества, такие как *Bacillus pyocyaneus*, которые вырабатывают водорастворимый зеленый пигмент, остаются бесцветными в анаэробных условиях. Образуется бесцветный хромоген, который на воздухе окисляется до зеленого пигмента. Если бы этот бесцветный хромоген производил свет во время своего окисления так же, как зеленый пигмент, мы имели бы случай сочетания хромогенной и фотогенной функций у одного вида бактерий. Люминесценция включает в себя нечто большее, чем дыхание, окисление очень определенного и специфического вида.

После наблюдения Спалланцани о том, что светящийся материал медузы может быть высушен и при увлажнении снова давать свет, было сделано много подтверждающих наблюдений над другими формами. *Пиросома*, моллюски, *Филлироз*, светлячки, *пирофоры*, веслоногие ракообразные, остракоды, пеннатулиды, грибы и бактерии - все это можно высушить, а фотогеничный материал сохранить на большее или меньшее время. В эксикаторе, заполненном CaCl_2 , высушенные светящиеся бактерии через несколько месяцев теряют способность излучать свет при увлажнении. С другой стороны, остракоды и веслоногие ракообразные все еще будут светиться после многих лет иссушения. Светящийся материал в последнем случае, по-видимому, способен сохраняться неопределенно долго, но возможно, что быстрая потеря фотогеничности высушенными светящимися бактериями является просто признаком того, что они содержат очень мало фотогеничного вещества и что высушенные остракоды также со временем утратили бы свою способность люминесцировать. Безусловно, фактом является то, что количество светящегося вещества в одной железистой клетке остракода значительно больше, чем в той же массе бактериальной колонии.

Когда высушенный порошкообразный светящийся материал остракода рассыпают по поверхности воды, он переходит в раствор и оставляет в воде отчетливо видимые светящиеся следы диффузии и конвекции. Многие светящиеся морские формы при прикосновении к ним выделяют фосфоресцирующую слизь, которая прилипает к пальцам. Неудивительно, что это светящееся вещество должно было рано получить название. В 1872 году Фипсон назвал его *ноктилюцином* и описал некоторые его свойства. Он считал, что светящееся вещество, которое можно соскрести с дохлой рыбы (светящиеся бактерии) и слизистый секрет *Scolopendra electrica* или светящееся вещество светлячка - это ноктилюцин, который "во влажном состоянии поглощает кислород и выделяет CO_2 , а в сухом состоянии выглядит как муцин". Фипсон говорит, что летом он образует маслянистый слой над морями (вероятно, он имеет в виду массы динофлагеллят), является жидким при обычных температурах и менее плотным, чем вода, немного пахнет каприловой кислотой, нерастворим в воде, но смешивается с ней, нерастворим в спирте и эфире, растворяется при разложении в минеральных кислотах и щелочах и не содержит фосфора. Из этого описания мы можем видеть, что слово "ноктилюцин" не указывает на химическое вещество, но это самая ранняя попытка определенно обозначить светящееся вещество.

Идея об определенном веществе, окисляющем и вызывающем свет, была поддержана рядом исследователей, и много лет спустя Молиш назвал это вещество *фотогеном*. Он противопоставляет "теорию фотогена" некоторым другим взглядам на производство света, о которых можно говорить как о "жизненных теориях", особенно теориям Пфлюгера (1875),

который рассматривал люминесценцию как признак интенсивного дыхания, и Бейеринка (1915), который рассматривал свет как сопровождение образования живой материи из пептона.

К счастью, биологическая наука продвинулась дальше той стадии, когда живой процесс можно объяснить, назвав его жизненно важным процессом, и мы должны вернуться к идее окисления фотогена с образованием света. Действительно, сейчас можно пойти гораздо дальше и описать свойства фотогена, но мы не должны упускать из виду тот факт, что в истории биолюминесценции очень рано было признано, что вода, кислород и фотогеничное вещество необходимы для производства света.

Очень большой прогресс в наших знаниях о химии этой проблемы был сделан Дюбуа в 1885 году. Он показал, что если опустить светящийся орган *пирофора* в горячую воду, свет исчезнет и больше не вернется. Кроме того, если измельчить светящийся орган, масса будет некоторое время светиться, но вскоре свет исчезнет. Если привести ранее нагретый орган в контакт с неотапливаемым растертым органом, он снова начнет излучать свет. Позже Дюбуа показал, что тот же эксперимент можно провести со светящимися тканями *Pholas dactylus*. Выдержанный в горячей воде экстракт светящейся ткани и выдержанный в холодной воде экстракт светящейся ткани, которым дают настояться до исчезновения света, при смешивании снова будут давать свет. Дюбуа (1887 г.р.) выдвинул теорию о том, что в водном экстракте содержится вещество люциферин, не разрушающееся при нагревании, которое окисляется с образованием света в присутствии фермента люциферазы, который разрушается при нагревании. Люцифераза присутствует вместе с люциферином в холодноводном экстракте, но люциферин вскоре окисляется, и остается только люцифераза. Смешивание раствора люциферина и люциферазы всегда приводит к образованию света до тех пор, пока люциферин снова не окислится. Аналогичные вещества были обнаружены мной у американских светлячков, *Photinus* и *Photuris*, у японского светлячка, *Luciola*, и у остракодового ракообразного, *Cypridina hilgendorffii*. Крозье[6] сообщает, что они существуют также у баланоглоссид *Ptychodera*. Я не смог продемонстрировать их существование у светящихся бактерий; у кольчатых червей, *Chætopterus*; у пеннатулид, *Cavernularia* и *Pennatula*; у кальмара, *Watasenia*; и у рыбы, *Monocentris japonica*. Э. Б. Харви (1917) не смог продемонстрировать их у *Noctiluca*. Есть несколько причин, по которым существование таких тел может быть трудно продемонстрировать, но эти причины не могут быть рассмотрены здесь. Таким образом, мы видим, что фотоген на самом деле имеет двойственную природу, что для производства света необходимы два вещества и что они могут быть очень легко разделены из-за разницы в сопротивлении нагреванию. В этом отношении биолюминесценция подобна некоторым другим биологическим процессам, в частности определенным иммунным реакциям и действию определенных ферментов.

[6] Частное сообщение.

Таким образом, для гемолиза чужеродных красных кровяных телец необходимы специфический иммунный орган (*амборецептор* или *чувствительное вещество*), не разрушаемый умеренным нагреванием, и термолабильный комплемент (*алексин*).

Для спиртового брожения глюкозы зимазой дрожжевого сока также необходимы два вещества. Зимаза состоит из термостойкого диализирующего компонента, кофермента, и недиализирующего вещества, разрушающегося при кипячении, собственно фермента. Для продолжения алкогольного брожения глюкозы необходимо присутствие обоих компонентов, и

они могут быть разделены с помощью диализа или по разнице в устойчивости к нагреванию. Известно, что некоторые другие характеристики живых клеток зависят от совместного действия двух веществ, одно из которых термолабильное, а другое термостабильное. Восстанавливающее действие тканей, согласно Баху, требует наличия собственно восстанавливающего фермента или пергидридазы и какого-либо легко окисляемого вещества, такого как альдегид. Об альдегиде говорили как о коферменте.

Из-за необходимости термостабильных и термолабильных веществ для производства света у светящихся животных и из-за того, что я не смог окислить термостабильный материал *Cypridina* такими окислителями, как KMnO_4 , H_2O_2 , кровь и H_2O_2 , BaO_2 , и т.д., я назвал термостойкое вещество *Cypridina* "фотофелеин" (от *phos*, свет и *офелео*, для содействия), сравнимый с ко-зимазой, и термочувствительное вещество *Cypridina*, "фотогенин" (от *phos*, свет и *γενναο*, для производства), сопоставимый с собственно зимазой дрожжей. По способу получения и свойствам фотофелеин *Cypridina* также был сопоставим с люциферинем *Pholas*, а фотогенин *Cypridina* с люциферазой *Pholas*. Я также рассматривал фотогенин как источник света (отсюда и название), потому что раствор *кипридина* фотогенина (=Фолас люциферазы) будет давать свет при смешивании с кристаллами соли и другими веществами, которые невозможно окислить. Однако позже я обнаружил, что этот результат был обусловлен тем фактом, что раствор фотогенина содержал некоторое количество связанного (объединенного или адсорбированного) термостабильного вещества (люциферин), которое высвобождалось кристаллами соли и окислялось при образовании света. Следовательно, я отказался от мнения, что система веществ, участвующих в производстве света, подобна системе зимазы—ко-зимаза дрожжей — и принял термин Дюбуа: люцифераза (=фотогенин) для термолабильного материала и люциферин (=фотофелеин) для термостабильного материала.

Люциферин из *Cypridina* отличается от люциферина из *Pholas* тем, что он не окисляется при выделении света никакими окислителями, которые я пробовал, и не дает света при использовании люциферазы из *Pholas*. Однако он самопроизвольно окисляется в растворе, хотя этому окислению не сопутствует свет.

Я считаю, что для точности и определенности мы должны обозначать люциферины и люциферазы разных животных с помощью приставки к общему названию животного и говорить о *Pholas* люциферине, *кипридина* люциферазе, *Пирофоразе* люциферазе и т.д. В экстрактах многих несветящихся животных Дюбуа обнаружил окислители, которые могут окислять *Pholas* люциферин с образованием света, и я подтвердил это для *Pholas*, но я не нашел у несветящихся животных никаких таких веществ, которые могли бы окислять *Cypridina* luciferin с образованием света. Я обнаружил в экстрактах несветящихся животных вещества, которые высвобождают связанный люциферин в концентрированном растворе *ципридина* люциферазы. Затем люциферин может быть окислен люциферазой, и появляется свет. Их действие аналогично действию кристаллов соли, и я предлагаю назвать их *фотофелеинами*, веществами, которые участвуют в люциферин-люциферазной реакции путем высвобождения связанного люциферина. Один из лучших способов освободить раствор люциферазы от связанного люциферина - это взбалтывание с хлороформом. Тогда мы сможем избавиться от тревожащего воздействия связанного люциферина.

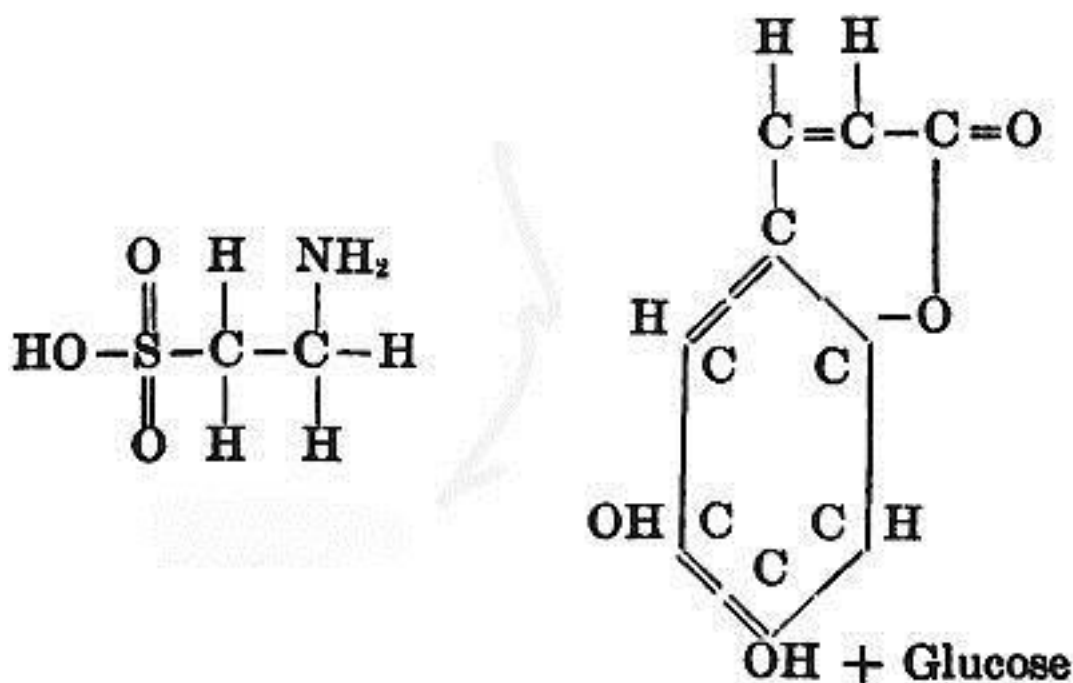
Очевидно, что люциферин должен образовываться из какого-либо предшественника в клетке, и, следуя обычной биохимической терминологии, Дюбуа назвал его *пролюциферин*ом или

прелюциферин, и считает, что он превращается в люциферин с помощью фермента ко-люциферазы. Эксперименты, доказывающие существование пролюциферина, были впервые проведены Дюбуа на *Pholas* в 1907 году и с тех пор были расширены (1917 а; 1918 а и b).

Чтобы понять суть этих экспериментов, следует иметь в виду, что Дюбуа получает люциферин из *Pholas* тремя способами: (1) Осаждая вязкую светящуюся жидкость из сифонов 95-градусным спиртом и растворяя осадок в воде (1901а, 1907). (2) Путем экстрагирования светящихся органов 90-градусным спиртом в закрытом сосуде в течение двенадцати часов и фильтрации (1896). (3) Путем нагревания вязкой светящейся жидкости до 70°C. По-видимому, *Фолас* люциферин плохо растворим в спирте, поскольку его можно получить либо в спиртовом экстракте (метод 2), либо путем осаждения спиртом (метод 1). Пролуциферин (называемый *прелюциферин* в более поздней статье, 1917 а, 1918 а), получают способами 1 или 2, за исключением того, что используются перекачиваемые сифоны, из которых люциферин удален промывкой (1907, 1917 а, 1918 а). Прелюциферин также можно получить при кипячении экстракта светящегося органа *Pholas*, потому что люциферин (при 70°), люцифераза (при 60°) и ко-люцифераза разрушаются ниже точки кипения (1917 а).

Ко-люциферазу получают (1) нагреванием раствора люциферазы до 65° (1917 а) или (2) экстрагированием водой порций *фоласа*, которые предварительно были мацерированы и хорошо экстрагированы спиртом (1918 а). Длительное лечение алкоголем, по-видимому, разрушает люциферазу, не влияя на ко-люциферазу. При смешивании раствора прелюциферина с раствором ко-люциферазы и выдерживании в течение 8-10 часов образуется люцифераза, которую можно распознать по тому факту, что она излучает свет с кристаллом KMnO_4 . Прелюциферин этого не делает.

Недавно Дюбуа (1918 а) утверждает, что прелюциферин - это не что иное, как таурин, и что таурин содержится в больших количествах в *Pholas* и превращается в люциферин под действием ко-люциферазы. Не только таурин, но также пептон *Vula*, яичный лецитин и эскулин могут быть преобразованы в люциферин с помощью ко-люциферазы, и поскольку эскулин, глюкозид, трансформируется таким образом, Дюбуа считает, что это доказывает, что ко-люцифераза относится к гидролазам. Действительно, это доказывает слишком многое. Люциферин, должно быть, обладает необычной химической структурой, если он может быть получен путем гидролиза таких разнообразных соединений, как пептон, лецитин, эскулин и таурин. Одного взгляда на структурную формулу эскулина и таурина достаточно, чтобы подчеркнуть разнообразную природу этих двух веществ.



Тауриновый Эскулин

Я полагаю, что в этих экспериментах Дюбуа работал с продуктом окисления люциферина, тем, что я назвал *оксилюциферином*, а не с про-веществом. Способ получения *Фолас* прелюциферина и *Фолас* ко-люциферазы таков, что может быть использован при получении *кипридина* оксилюциферина, и представляется более логичным искать присутствие *Фолас* оксилюциферина в одном или обоих экстрактах Дюбуа, а не полагать, что люциферин может образовываться как из таурина, так и из эскулина. Когда раствор ко-люциферазы смешивается с раствором прелюциферина, мы на самом деле имеем дело не с образованием люциферина из прелюциферина, а с образованием люциферина из оксилюциферина под действием какого-либо восстановителя в смеси. Действительно, в совсем недавней статье Дюбуа (1919с) придерживается точки зрения, что его ко-люцифераза является восстанавливающим ферментом, который образует люциферин путем восстановления (предположительно из окисленного люциферина), и прелюциферин не упоминается.

Конечно, очевидно, что при окислении люциферина должны образовываться некоторые продукты окисления. Большинство наблюдателей предположили, что продукты окисления люциферина относительно просты и представляют собой довольно полное разрушение молекулы люциферина. Фипсон (1872) упомянул, что образуется диоксид углерода. Мы только что видели, что при окислении *кипридина* люциферина не образуется диоксид углерода, и есть свидетельства того, что никаких фундаментальных изменений вообще не происходит. Именно по этой причине я назвал продукт окисления люциферина *оксилюциферином*.^[7] Как мы увидим позже, замену люциферина оксилюциферином следует сравнить с окислением бесцветных красителей (лейкосоединений) до окрашенного красителя. Химические свойства оксилюциферина аналогичны свойствам люциферина, и оксилюциферин может быть легко восстановлен до люциферина снова.

^[7] к сожалению, Дюбуа (1918 b) использовал термин оксилюциферин в совершенно ином смысле, чем в настоящем. Он рассматривает оксилюциферин как вещество, все еще способное

излучать свет путем самоокисления, и представляет этапы люминесценции следующим образом:

"Co-luciférase + preluciférine = luciférine.
+ luciférine = oxyluciférine.
+ oxygène = lumière."

Я должен представить их следующим образом:

Люциферин + кислород $\rightarrow$ оксилюциферин.

Реакция протекает нормально с образованием света только в присутствии люциферазы.

Наконец, у нас есть флуоресцирующее вещество *Пирофор* и светлячки, которое Дюбуа сначала назвал *пирофорином*, но позже, принимая терминологию Макдермотта, называет *люцифересцеином*. Дюбуа рассматривает это как вещество, усиливающее свет и изменяющее его цвет, превращая невидимые лучи в видимые. Как мы видели, эта теория, хотя и привлекательна, не выдержит критического анализа.

Ноктилюцин Фипсона, хотя и является первым названием фотогена светящихся животных, является химически слишком расплывчатым веществом, чтобы оправдывать сохранение этого термина. Из названий люциферин, люцифераза, прелюциферин или пролюциферин, ко-люцифераза, фотогенин, фотофелеин, оксилюциферин, люцифересцеин, я полагаю, что только пролюциферин, люциферин, оксилюциферин, люцифераза и фотофелеин обозначают вещества, которые действительно важны для теории производства света. *Люциферин* - это термостойкое, поддающееся диализу вещество, которое поглощает кислород и окисляется при образовании света в присутствии термочувствительного, недиализирующего фермента, подобного *люциферазе*. Люциферин должен происходить из какого-то предшественника, *пролюциферина*, но я не смог продемонстрировать существование этого вещества в *Cypridina* и не знаю ничего определенного о его свойствах. Люциферин окисляется до *оксилюциферина*, который обладает теми же химическими свойствами, что и сам люциферин, и может быть снова восстановлен до люциферина восстанавливающими веществами у светящихся и других животных или неорганическими восстановителями. *Фотофелеин* - это название веществ, содержащихся в различных экстрактах животных или растений, которые способны высвободить люциферин из некоторого связанного состояния в растворах, содержащих люциферазу. Под этот термин подпадает ряд неизвестных, вероятно, совершенно разных веществ, некоторые из которых являются термостабильными, а другие термолабильными.

Мы видели, что биолюминесценция является оксилюминесцентным действием, что свет, вероятно, обусловлен окислением соединения люциферина в присутствии воздуха и воды и что окисление ускоряется ферментоподобным веществом люциферазой. Мы также видели в [главе 2](#), что образование света является довольно распространенным явлением при окислении многих органических соединений, при условии, что окисление осуществляется надлежащим образом. Многие из этих органических соединений должны быть окислены относительно сильной щелочью или такими сильными окислителями, которые оказали бы очень пагубное действие на живые клетки. В 1913 году Вилле и Деррьен в короткой заметке для Французской академии "Катализируйте биохимию люминесцентного окисления" показали, что *лофин* может окисляться кровью позвоночных в присутствии H_2O_2 . В том же году Дюбуа (1913) обнаружил, что

эскулин, глюкозид из коры конского каштана, также окисляется и люминесцирует в присутствии крови и H_2O_2 . В этих случаях в зависимости от уровня сложности крови выступает в роли катализатора, перенося кислород из H_2O_2 в эскулин или lorphin и по сравнению с люциферазой, за исключением того, что люцифераза не требует присутствия H_2O_2 .

Поскольку гемоглобин не теряет эту способность при кипячении, в то время как люцифераза теряет, аналогия далека от совершенства. Однако известно много переносчиков кислорода, которые могут разрушаться при кипячении их растворов, а именно пероксидазы растительных соков. Эскулин не будет люминесцировать под действием пероксидазы и H_2O_2 , но пирогаллол или галловая кислота будут. Если смешать пробирку, содержащую раствор пирогаллола + H_2O_2 , с картофельным или репным соком или почти любым растительным экстрактом, появляется желтоватое свечение. Растительный экстракт теряет способность вызывать такое свечение при кипячении, и пероксидаза не подвергается диализу. Это, конечно, сравнимо с люциферазой и действует на термостабильную, способную к диализу смесь пирогаллол-Hable pyrogallol- H_2O_2 пирогаллол, которая сравнима с люциферинном. Достаточно любопытно, что, хотя многие гидроксифенольные и аминоксифенольные соединения могут окисляться пероксидазой и H_2O_2 , при образовании света окисляются только пирогаллол и галловая кислота. Многие другие окислители могут заменять пероксидазу. Их список приведен на [странице 151](#). Никакой другой пероксид не может заменить H_2O_2 с пероксидазами в качестве окислителей, но некоторые могут заменить H_2O_2 другими окислителями. Это показано в [таблице 7](#).

Таблица 7

Светящиеся пероксиды с пирогаллолом и окислителями

Окис лител ь. (Равн ые части добав ляют к смеси M/100 пирог аллол а и перек исиid е)	H_2O_2 3%.	Бензо ила перок сид водор ода (нера створ имый поро шок)	озони рован ного скипи дара (одна капля)	H_2O_2 (поро шок)	Бао ₂ (поро шок)	опера тора ₂ (нера створ имый поро шок)	ПБО ₂ (нера створ имый поро шок)	к персу льфат M/10	на изопр опилп альми тат M/20	к перхл орат M/10	- Хинон а (нера створ имых крист аллов)
Сок репы	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1 проце нта	+	-	-	тускл ые вспы	-	-	-	-	-	-	-

крови												
экстр												
акт												
М 20	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
$\text{K}_4\text{Fe}(\text{C}$												
$\text{N})_6$												
м 100	+	-	-	-	-	-	-	тускл	ярмар	-	-	
KMnO_4								ые	ка			
								вспы	вспы			
								шки	шки			
10 м	+								-	-		
FeCl_3												
м 100	+								-	-		
Ocr_3												
НС	+	-	-	Слаб	слаба	-	-	ярмар	ярмар	-		
гипоб				ая	я			ка	ка			
ромит				вспы	вспы			флэш	флэш			
а,				шка	шка			-				
остат												
ок												
ЦА	+	-	-	-	-	-	-	слабы	ярмар	-	-	
гипох								й	ка			
лорит									вспы			
а									шки			
MnO_2	+											
и	+								-	-		
$\text{MN}(\text{o}$												
$\text{n})_3$												
соль в												
пепто												
н												
колло	+											
идное												
АГ												

Наши знания о существовании подобных аналогичных, чисто органических химических окислений, которые протекают с образованием света, значительно укрепляют теорию Дюбуа о том, что реакция люциферин-люцифераза действительно представляет собой каталитическое окисление аналогичной природы. Как выразился *Дюбуа (1914a)*, в светящихся организмах мы имеем дело с "люминесценцией 1 ° ипе; хемилюминесценцией 2 ° ипе; оксилюминесценцией 3 ° ипе; зимолюминесценцией 4 ° ипе.

"Ou si l'on bien admettre que les zymases sont encore quelque chose de vivant, une Biozymoöxyluminescence." Возможно, на самом деле нет необходимости признавать, что ферменты живые, чтобы мы могли адекватно представить природу фотогеничного процесса.

В следующей главе свойства трех основных веществ - люциферина, оксилуциферина и люциферазы - будут изучены более тщательно.

ГЛАВА VI

ХИМИЯ ПРОИЗВОДСТВА СВЕТА, ЧАСТЬ II

Со времен экспериментов Радзишевского по окислению масел в спиртовых растворах щелочи большинство первых исследователей биолюминесценции молчаливо предполагали, что окисляемым материалом является жир или жироподобное вещество. Эта точка зрения была подтверждена появлением в клетках гранул или глобул, от которых, как было замечено, исходил свет. Теперь мы знаем, что эти тела не являются капельками жира и что ни люциферин, ни люцифераза не растворимы в таких жировых растворителях, как эфир, хлороформ, бензол или бензин. Описание свойств ноктилюцина, данное Фипсоном, слишком грубо и неточно, чтобы принимать его во внимание. Дюбуа не изучал химические свойства люциферина и люциферазы *из пиррофоруса*, первой формы, с которой он работал, за исключением указания на то, что *Пиррофорус* люцифераза разрушалась при нагревании и осаждалась спиртом, в то время как на *пиррофорс* люциферин это так не влияло. Люциферин был обнаружен только в светящемся органе *пиррофоруса*, а не в крови; люцифераза, вероятно, присутствует во всем организме животного.[8]

[8] Личное сообщение Р. Дюбуа.

Фолас люциферин.—В серии работ, опубликованных с 1887 года, Дюбуа изучал химические свойства *Фолас* люциферина и *Фолас* люциферазы. Он обнаружил, что люциферин разрушается при температуре выше 70° С, медленно диализуется, окисляется с образованием света в присутствии *Фолас* люциферазы, KMnO_4 , H_2O_2 , гематина и H_2O_2 , BaO_2 , PbO_2 , гипохлоритов и крови различных морских моллюсков и ракообразных тасеа. Он нерастворим в жировых растворителях, но образует коллоидный раствор в воде, из которого осаждается в неизменном виде пикриновой кислотой, спиртом при 82° и $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$. Он не осаждается NaCl , MgSO_4 или уксусной и карбоновой кислотами, за исключением присутствия нейтральных солей. Он образует нерастворимый щелочной альбумин с NH_4OH . Дюбуа (1887 а) в свое время заявил, что он может кристаллизоваться, и говорил о нем как о веществе, принадлежащем к нескольким различным классам веществ: протеозе, нуклеопротеину, альбумину. Совсем недавно он описал люциферин как природный альбумин, обладающий кислотными свойствами. Он встречается только у светящихся, а не у несветящихся животных и обнаружен во всех частях мантии, особенно в сифонах. Он не встречается в несветящихся частях моллюска. Фотографий кристаллов люциферина никогда не публиковалось.

Фолас-люцифераза.—*Pholas* люцифераза обладает всеми свойствами фермента, разрушается при 60° С, не поддается диализу, нерастворима в жировых растворителях, но образует коллоидный раствор в воде. На него не влияет 1% NaF , но его активность приостанавливается в насыщенных растворах соли, сахара или глицерина, и таким образом он может сохраняться, его

активность возвращается при разбавлении. Он переваривается трипсином и медленно разрушается анестетиками, растворяющими жир, такими как хлороформ. По этой причине Дюбуа рассматривает его как окисляющий фермент, подобный оксидонам Бателли и Стерна. Поскольку он обнаружил железо в экстракте *Pholas*, который долгое время подвергали диализу в проточной воде, Дюбуа считает, что оно связано с железом, и сообщает, что оно окисляет обычные оксидазные реагенты, такие как пирогаллол, гваяковая камедь, α -нафтол и парафенилендиамин и т.д. Однако еще предстоит доказать, что люцифераза, а не окислительные системы, которые присутствуют во всех клетках, ответственны за окрашивание этих реагентов. Дюбуа обнаружил люциферазы или вещества, способные излучать свет вместе с *Pholas* люциферин в крови многих несветящихся ракообразных и моллюсков (у *Barnea candida*, *Solen*, *Cardium edulis*, *Ostræa* и *Mytilus*).

Кипридина люциферин.—Несмотря на большое количество статей о светящихся животных, работы Дюбуа о *Pholas* и мои собственные о *Кипридине* и светлячке являются единственными по-настоящему химическими исследованиями, которые дают нам какое-либо представление о природе фотогеничных веществ у любого светящегося животного. Во многих отношениях *Cypridina* люциферин похож на *Pholas* люциферин, но они отличаются по достаточному количеству пунктов, чтобы убедиться, что они не являются идентичными веществами. Как я подчеркивал выше, мы должны говорить не о люциферине и люциферазе, а о *люциферинах* и *люциферазах*. Люциферины, как окисляемые вещества, должны требовать первоочередного внимания. Они являются более простыми веществами, чем люциферазы. Если мы хотим искусственно производить свет таким же образом, как это делают животные, люциферины должны быть синтезированы. Люциферин *Pholas* будет люминесцировать под действием KMnO_4 и других окислителей, и, хотя мне еще не удалось окислить *ципридина* люциферин с помощью окислителей, я не сомневаюсь, что будет найден какой-нибудь неорганический катализатор, который заменит люциферазу и ускорит окисление *ципридина* люциферина с образованием света.

Наиболее примечательной особенностью *Кипридина* люциферина является его стабильность. В моей первой статье о *кипридине* я утверждал, что люциферин не разрушается при кратковременном кипячении, но разрушается при кипячении четыре или пять минут; также, что он нестабилен при комнатной температуре и исчезнет из раствора в течение дня или около того. Причина этого в том, что люциферин окисляется даже в отсутствие люциферазы и тогда больше не будет давать свет с люциферазой. Это самопроизвольное окисление, которое происходит без образования света, можно предотвратить, удерживая люциферин в атмосфере водорода или добавляя кислоту. При этих условиях люциферин можно варить без разрушения или хранить в течение нескольких месяцев без порчи. Быстрое исчезновение люциферина из нейтрального или щелочного раствора при кипячении на воздухе полностью обусловлено более быстрым окислением при температуре кипения. Поскольку продукт окисления, оксилуциферин, может быть легко преобразован снова в люциферин, мы не можем считать люциферин нестабильным в том смысле, что его молекула фактически разрушается, как это происходит при кипячении люциферазы.

Люциферин не только стабилен при кипячении, но и фактически выдерживает кипячение в течение 10 часов при 20-процентном содержании. HCl (по массе, сп. гр. = 1,1) или с содержанием 4%. CH_3COOH . После одного дня кипячения при 20-процентной температуре. HCl люциферин был полностью разрушен и содержал 4%. CH_3COOH разрушение было почти

полным. В этих случаях не могло быть и речи о простом окислении до оксильюциферина, поскольку никакой оксильюциферин не мог быть получен после кипячения с такими сильными кислотами. Произошло фактическое разрушение, вероятно, гидролиз молекулы люциферина. У нас будет возможность еще раз обратиться к этому при рассмотрении белковой природы люциферина. Следует иметь в виду, что многие белки требуют кипячения в течение четырех-пяти дней при 20-процентной температуре. HCl для полного гидролиза до аминокислот. Люциферин образует раствор в воде, вероятно, коллоидный, хотя люциферин подвергается диализу через пергаментные или коллоидионные мембраны. Он довольно легко адсорбируется различными мелкодисперсными материалами, такими как черная кость, $\text{Fe}(\text{OH})_3$, каолин, тальк и CaCO_3 . Он не разрушается ни одним из ферментных растворов, которые я пробовал. К ним относятся такие вещества, действие которых широко различается: пепсин HCl, трипсин, эрепсин, диастаза слюны и солода, инвертаза дрожжей, уреазы, ренин и ферменты высушенных веществ селезенки, почек и печени.

Экстрагируя измельченный в порошок сушеный кипридин, можно легко изучить растворимость люциферина в неводных растворителях, а добавляя такие реагенты, как разбавленные кислоты, щелочи, нейтральные соли и алкалоидные реагенты, к водному раствору люциферина, можно довольно точно определить общее биохимическое поведение люциферина. Для удобства результаты этого исследования приведены в [таблице 8](#).

Таблица 8
Свойства фотогенных веществ из *Cypridina*

Свойство	Люциферазы	Высаливать
<i>люциферин</i>		
Путем насыщения NaCl	Не осаждается	Не осаждается.
При половинном насыщении MgSO_4	Делают.	Делают.
При насыщении MgSO_4	Почти полностью выпадает в осадок	Частично выпадает в осадок.
По насыщению MgSO_4 + уксусная кислота	...	Делают.
По половинному насыщению $(\text{NH}_4)_2\text{PO}_4$ Поэтому	Слегка осаждается	, не осаждается.
При насыщении $(\text{NH}_4)_2\text{ТАКИМ}$ образом,	полностью осаждается	Почти полностью осаждается.
При насыщении $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ + уксусная кислота	...	Почти полностью выпадает в осадок.
<i>Растворимость в</i>		
метиловом спирте	Нерастворимый	Растворимый.
Этиловый спирт	Не содержит.	Не содержит.
90 %.	Не содержит.	Не содержит.

70%.	Не содержит.	Не содержит.
50%.	Слаборастворимый	До.
Пропиловый спирт	Нерастворимый	До.
Изобутиловый спирт	Делает.	Довольно растворим.
Амиловый спирт	Делает.	Слабо растворим.
Бензиловый спирт	Делает.	Растворимым.
Ацетон	Делает.	Хорошо растворим.
90 %.	Делает.	Растворим.
70%.	Слаборастворимый	До.
50 %.	Хорошо растворимый	До.
Этилацетат	Нерастворимый	Делай.
Этиловый пропионат	Делай.	Хорошо растворим.
До.Этилбутират	Делать.	Делать.
Этилвалерат	Делать.	Малорастворимый.
Этилнитрат	Не растворяется.	Очень слабо растворим.
Глицерин	Есть.	Растворимый.
Гликоль	Делать.	Делать.
Эфир	Делать.	Нерастворим.
Хлороформ	Делать.	Делать.
Сероуглерод	Делать.	Делать.
Четыреххлористый углерод	Делать.	Делать.
Бензол	Делать.	Толуол
Делать.	Ксилол	Делать.
Делать.	Петролейный эфир	Делать.
Делать.	Анилин	Делать.
Делать.	Ледяная уксусная кислота	Делать.
Хорошо растворим.	.	Хорошо растворим.
<i>Алкалоидные реагенты</i>		
Фосфорно-вольфрамовая кислота	Полностью осаждена	Почти полностью осаждена.
Фосфорно-вольфрамовая и уксусная кислоты	...	Почти полностью выпадают в осадок.
Фосфорно-вольфрамовая кислота и HCl	...	Полностью выпадают в осадок.
Дубильная кислота	Почти полностью осаждена	Почти полностью осаждена.
Дубильная и уксусная кислоты	...	Почти полностью выпадают в осадок.
Дубильная кислота и HCl	...	Почти полностью выпадают

в осадок.

Не осаждается.

Пикриновая кислота

Почти полностью
осаждается

Пикриновая и уксусная кислоты

...

Делать.

Пикриновая кислота и HCl

...

Делать.

$K_4Fe(CN)_6$ и уксусная кислота

...

Делать.

Соли тяжелых металлов

Основной ацетат свинца

Полностью осажден

Не полностью осажден.

Нейтральный ацетат свинца

Почти полностью осажден.

Осажден не полностью.

Нейтральный ацетат свинца и
уксусная кислота

...

Не выпадают в осадок.

Хлорид ртути

Не осаждается

Осаждается не полностью.

Хлорид ртути и уксусная кислота

...

Почти полностью выпадают
в осадок.

Нитрат уранила и уксусная
кислота

...

Осаждаются не полностью.

Кислоты и щелочи

NaOH

Не осаждается

Не осаждается.

NH_4OH

Делает.

Делает.

Уксусная кислота

Делает.

Делает.

H_2CO_3

Делает.

Трихлоруксусная кислота

Делает.

Делает.

Делает. Делает.

Поскольку люциферин почти полностью выпадает в осадок при насыщении $(NH_4)_2SO_4$, мы можем заключить, что он находится в воде в коллоидном состоянии. Это исключает его принадлежность к одной из многочисленных групп биохимических соединений, встречающихся в истинном растворе, и помещает его в ряд известных групп коллоидных веществ, таких как мыло, белки, полисахариды, фосфолипиды, галактолипиды (*цереброзиды*), дубильные вещества или сапонины. Это не полисахарид, поскольку почти полностью осаждается фосфотунговой кислотой, и не мыло, поскольку не осаждается солями кальция, и не фосфо- или галактолипид, поскольку нерастворим в бензине, горячем или холодном. Он не дает анализов на содержание танина или сапонины. Остается только группа белков, а из восемнадцати классов белков, признанных Американским обществом биохимиков, общие свойства люциферина указывают на то, что его следует отнести к природным протеазам, где-то на границе между протеазами и пептонами. Тот факт, что люциферин подвергается диализу, хотя и почти полностью выводится из организма посредством $(NH_4)_2SO_4$, является убедительным доказательством в пользу его использования в таком положении.

С другой стороны, люциферин обладает двумя свойствами, которые, мягко говоря, необычны для белков. Я имею в виду его растворимость в спиртах, ацетоне, сложных эфирах и т.д. И неперевариваемость трипсином или эрепсином, которые обладают почти универсальной протеолитической способностью.

Наиболее известным классом белков, растворимых в спирте, являются растительные проламины, но проламины нерастворимы в воде и абсолютном спирте. Зеин, проламин кукурузы, растворим на 90%. Этиловый, метиловый и пропиловый спирты растворяются в глицерине, нагретом до 150 °С, и в ледяной уксусной кислоте. Недавно Осборн и Уэйкман (1918) описали белок из молока, имеющий растворимость, подобную растворимости глиадина, проламина пшеницы. Уэлкер (1912) описал вещество, полученное из пептона Витте, в тестах биурета, Миллона и Хопкинса-Коула, которое растворимо в воде и абсолютном спирте, но не в эфире, и возможно, что другие пептоны растворимы в абсолютном спирте. С другой стороны, некоторые белки в отсутствие солей образуют коллоидные растворы в крепком спирте, из которых они могут быть осаждены соответствующей солью. Поскольку абсолютный спиртовой экстракт *кипридина* был получен из сухого материала, содержащего соли морской воды, в нем присутствовало некоторое количество соли, но всегда существует возможность образования золя.

Если мы экстрагируем высушенные *ципридины*, которые предварительно были тщательно экстрагированы бензином или эфиром, кипяченым абсолютным спиртом при 800°С в течение часа, спиртовой экстракт процеживаем через промокательную бумагу и затвердевшую фильтровальную бумагу, быстро выпариваем фильтрат досуха на водяной бане и растворяем остаток в небольшом количестве воды, насыщенной CO₂, [9] мы получаем желтый опалесцирующий раствор, который дает яркий свет с помощью люциферазы. Этот раствор содержит некоторое количество белка или производных белка, поскольку он дает очень слабую реакцию Миллона, хороший положительный тест на нингидрин, красновато-синий цвет, но не биуретовую реакцию. При выпадении в осадок дубильной и фосфорно-вольфрамовой кислот, но не пикриновой, уксусной, трихлоруксусной или хромовой кислот. Экстракт дает слабую реакцию Молиша на углеводы. Поскольку данные указывают на присутствие некоторых белковых продуктов в абсолютном спиртовом экстракте *кипридина*, возможно, что этим белком является люциферин. Следует, однако, подчеркнуть, что реакция Миллона была очень слабой, хотя нингидрин был довольно выраженным, а биурет отрицательным.

[9] Для придания раствору слабой кислотности и предотвращения окисления люциферина.

Хотя люциферин не расщепляется трипсином даже после пяти дней при температуре 38 °С, он гидролизует минеральными кислотами примерно после 16-часового кипячения. Некоторые белки, альбуминоиды и рацемизированные белки, сопротивляются перевариванию триптофаном, но поддаются кислотному гидролизу. Мы также знаем, что некоторые NH-CO-связи белков с большим трудом расщепляются трипсином, поскольку трудно получить триптическую реакцию переваривания белка, которая не приводит к биуретовой реакции, а работа Фишера и Абдерхальдена показала, что некоторые искусственные полипептиды не перевариваются чистым активированным соком поджелудочной железы.

Таким образом, у нас есть три возможности: люциферин является (1) либо природной протеозой, не подвергшейся воздействию трипсина, либо (2) при воздействии трипсина продукты его разложения (предположительно аминокислоты) все еще содержат группу, окисляемую с образованием света, либо (3) это вообще не белок. Я не смог окислить с образованием света различные смеси аминокислот (из триптофана говядины и казеина или продуктов кислотного гидролиза самого люциферина) с помощью люциферазы, и,

следовательно, я пришел к выводу, что *кипридина* люциферин является либо новой природной протеозой, растворимой в абсолютном спирте и не усваиваемой трипсином, либо что он принадлежит к какой-то другой группе, помимо белков. Отсутствие биуретовой реакции указывало бы в этом направлении, и этот вопрос должен ожидать дальнейшего изучения.

Кипридина люциферин обнаружен в светящейся железе животного и, возможно, в несветящихся частях, а также в светящемся органе. Это верно для люциферина из светлячков, который содержится по всему телу *Luciola*, *Photuris* и *Photinus*.

Ципридиновая люцифераза.—Люцифераза, с другой стороны, обладает *всеми* свойствами сложного белка. Он не подвергается диализу через коллодиевые или пергаментные мембраны, растворим только в водных растворителях и, следовательно, осаждается спиртом и ацетоном, расщепляется протеолитическими ферментами, легко изменяется при контакте с разбавленной кислотой и щелочью и необратимо коагулирует при кипячении. Он полностью высаливается из раствора путем насыщения $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ и почти полностью осаждается алкалоидными реагентами. Другие его свойства приведены в [таблице 8](#). Взятые вместе, они указывают на группу альбуминов как на класс белков, с которыми люцифераза наиболее тесно согласуется.

Если люцифераза не является белком, она настолько тесно связана с белком, что ее невозможно разделить. Это характерно для многих ферментов, и люцифераза тоже является ферментом. Мы можем определить это, выяснив, ускорит ли люцифераза окисление большого количества люциферина, поскольку таков тест каталитического вещества. Если мы возьмем 1 ч.л. разбавленного раствора люциферазы (1 *кипридина* на 50°с воды) и последовательно добавим к нему по 1 ч.л. концентрированного люциферина (1 *кипридина* на 2 °с раствора), как только исчезнет свет от предыдущего добавления, после четырех добавлений по 1 °с света больше не будет. Таким образом, люцифераза израсходована и не может окислить больше определенного количества люциферина. В этом эксперименте, однако, мы добавили концентрацию люциферина из одного *Cypridina*, в 100 раз превышающую концентрацию люциферазы из одного *Cypridina*, т.е. четыре добавки, каждая в 25 раз большей концентрации. У нас, конечно, нет возможности сказать, каково абсолютное количество (в миллиграммах) люциферина или люциферазы в одном *Cypridina*, но мы точно знаем, что люцифераза из одного *Cypridina* не может окислять люциферин из более чем 100 *Cypridinas*. Если соотношение люциферина и люциферазы у одного животного составляет 100:1, это означало бы, что люцифераза может окислять люциферин в 10 000 раз больше своего веса. Большой избыток люциферина, но не неопределенное количество, может быть окислен люциферазой, и я считаю, что это достаточное основание для рассмотрения люциферазы в качестве фермента, хотя это и не идеальный пример органического катализатора. Известно, что количество ферментов снижается в ходе реакции, которую они ускоряют, или они отравляются продуктами своей реакции. Ферментативные реакции, подавленные образованием продуктов реакции, возобновляются, если их удалить или разбавить. Однако свет снова не появляется в смеси слабой люциферазы с избытком люциферина при разбавлении водой, так что люцифераза не могла быть просто ингибирована каким-либо продуктом реакции, а должна была быть фактически израсходована в ходе реакции. Следует попутно отметить, что пероксидазы, обычно называемые окисляющими ферментами, расходуются в реакции и могут окислять только ограниченное количество окисляемых веществ, количество, почти пропорциональное концентрации присутствующей пероксидазы.

Неизвестно, является ли люцифераза окисляющим ферментом, состоящим из альбумина, связанного с некоторыми тяжелыми металлами, такими как железо, медь или марганец. Из анализов цельного *Cypridina*, любезно сделанных для меня профессором А. Х. Филлипсом из Принстонского университета, следует, что присутствуют все три этих металла, которые, как мы знаем, связаны с биологическими окислениями, и вполне возможно, что один из них связан с окислением люциферина.

Хотя я протестировал огромное количество окислителей, органических и неорганических, и большое количество окисляющих ферментов из экстрактов крови и тканей животных, богатых железом, медью и марганцем, я не нашел вещества, способного заменить *ципридина* люциферазу. Пероксидазы или оксидазы растений, гемоглобин, гомоцианин, экстракты мидий, марганецсодержащая кровь различных морских ракообразных и моллюсков ничего не скажут о смешивании с люциферин. Такие активные окислители, как KMnO_4 , H_2O_2 , BaO_2 и многие другие, не окисляют *ципридиновый* люциферин при образовании света, хотя они могут окислять *Фолас* люциферин при образовании света.

Действие *ципридина* люциферазы очень высокоспецифично. Он обнаружен только в светящемся органе *Cypridina hilgendorffii*, а не в несветящихся частях и не у несветящихся видов *Cypridina* тесно связанных с *hilgendorffii*.

Люциферины и люциферазы из близкородственных светящихся форм будут взаимно взаимодействовать, производя свет, но свет не появляется, если эти вещества происходят из отдаленно родственных форм. Таким образом, люциферин светлячка (*Photuris*) будет давать свет с люциферазой *Пирофоруса* и *наоборот*, но люциферин *кипридина* не будет давать света ни с люциферазой светлячка (*Люциолы*) или *наоборот*, ни с люциферазой *Фолас* или *наоборот*. Слабое свечение, иногда наблюдаемое при смешивании светлячка или *кипридина* люциферазы с вареными экстрактами несветящихся форм или отдаленно родственных светящихся форм, вероятно, вызвано фотофелеином в вареном экстракте.

Подобно растительным пероксидазам, *кипридина* люцифераза не поддается легкому воздействию хлороформа, толуола и т.д. В отличие от растительных пероксидаз, он не окисляется (*т.е.* Не вызывает окрашивания) ни в присутствии, ни в отсутствие H_2O_2 , ни в каких гидроксифенольных или аминифенольных соединениях, таких как пирогаллол, α -нафтол, парадиаминобензин, гваяковая камедь и т.д., Обычно используемых в качестве пероксидазных реагентов. Также люцифераза не будет производить свет с какими-либо веществами, такими как масла, лопин, пирогаллол, галловая кислота, эскулин и т.д., Которые, как мы знаем, способны окисляться с образованием света другими способами. Люциферазы очень высокоспецифичны и действуют только на люциферины того же или близкородственного вида. Они должны быть отнесены сами по себе к новому классу окисляющих ферментов.

Согласно Дюбуа, люцифераза *Pholas* довольно легко разрушается хлороформом, и мои собственные наблюдения показывают, что это верно и для люциферазы светлячков, так что в группе люцифераз существуют определенные вариации.

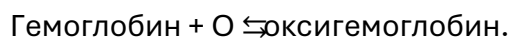
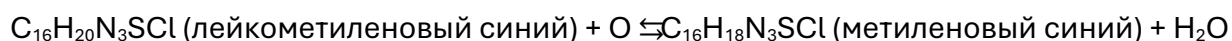
Ни одно из люминесцентных животных, которых я изучал, вообще не подвержено воздействию цианидов. Свечение продолжается в экстрактах *Cypridina*, светлячка и *Cavernularia*, или в *Noctiluca* и светящихся бактериях после добавления малых или высоких ($m/40$) концентраций KCN. В этом отношении люциферазы сильно отличаются от многих типов окисляющих

ферментов, которые ингибируются чрезвычайно слабыми концентрациями цианида. Следует, однако, иметь в виду, что, хотя KCN ингибирует каталазу и каталитическое разложение H_2O_2 Pt или Ag, он не влияет на каталитическое разложение H_2O_2 таллием.

Оксилюциферин.— Когда люциферин окисляется, он должен быть преобразован в какое-то вещество или вещества, и я считаю, что это изменение не влечет за собой фундаментального разрушения молекулы люциферина, поскольку это обратимый процесс. Я буду говорить об основном (если не единственном) продукте, образующемся в виде *оксилюциферина*.

Если мы предположим, что окисление люциферина изменяет молекулу лишь незначительно, мы сразу подумаем о сравнении превращения люциферина в оксилюциферин с превращением восстановленного гемоглобина в оксигемоглобин. Условие, однако, не такое простое, поскольку оксигемоглобин снова отдаст свой кислород при условии, что парциальное давление кислорода будет достаточно низким, тогда как оксилюциферин этого делать не будет, по крайней мере, в темноте. Мы не можем уменьшить количество раствора оксилюциферина, откачивая кислород воздушным насосом.

Существует другая окислительно-восстановительная система, которую также можно легко обратить вспять, но не простым удалением кислорода из раствора, а именно восстановлением красителя, такого как метиленовый синий, до его лейкоосновы. Я полагаю, что изменение, которое происходит при окислении люциферина, аналогично тому, которое происходит при окислении лейкооснования метиленового синего или индигосульфоната натрия до синего красителя. Окисление оснований лейкозных красителей происходит самопроизвольно в присутствии кислорода и, по-видимому, заключается в удалении водорода из лейкозного основания с образованием воды. Восстановление этих красителей может осуществляться теми же способами, что и восстановление оксилюциферина. В случае метиленового синего восстановление заключается в добавлении двух атомов водорода. Происходит ли подобное изменение при уменьшении количества оксилюциферина или же действительно добавляется кислород, как при образовании гемоглобина, в настоящее время нельзя определенно сказать. Мы можем записать уравнения, представляющие эти возможности, следующим образом:



Давайте теперь обратимся к методам, которые могут быть использованы для восстановления оксилюциферина. Затем мы можем попытаться написать уравнение, которое будет представлять фундаментальные изменения в реакции люминесценции.

Мои попытки уменьшить количество продукта окисления люциферина начались с наблюдения, что если поместить прозрачный раствор люциферазы в высокую пробирку, то, хотя поначалу при встряхивании он может не давать света, после того, как постоял день или около того, при встряхивании появится очень яркий свет. Это было особенно верно, когда люцифераза становилась мутной и дурно пахнущей из-за роста бактерий. Полагая, что бактерии вырабатывают вещество, которое может окисляться люциферазой, я попробовал выращивать бактерии, а также дрожжи на соответствующих питательных средах, и после нескольких дней выращивания смешивал питательные среды, содержащие продукты роста бактерий или

дрожжей, с люциферазой, ожидая получить свет; но света не появилось. Однако, если к бактериальным или дрожжевым культурам добавить немного неочищенного раствора люциферазы, а затем дать им отстояться в течение нескольких часов, при встряхивании появлялся свет. Действительно, такие культуры вели себя во многом как суспензия светящихся бактерий, которая израсходовала весь кислород в культуральной жидкости и будет светиться только тогда, когда при встряхивании в культуральной среде растворится больше кислорода. Осознав, что в бактериальных культурах в пробирках вскоре возникают анаэробные условия, а также сильное восстанавливающее действие бактерий на многие вещества (например, нитраты или метиленовый синий) в анаэробных условиях, мне пришло в голову, что бактерии, возможно, снова восстанавливают продукт окисления люциферина до люциферина. Мы должны помнить, что, поскольку неочищенный раствор люциферазы представляет собой холодноводный экстракт светящегося животного, выдержанный до тех пор, пока весь люциферин не окислится, он должен содержать оксилюциферин, а также люциферазу и будет давать свет, если оксилюциферин снова восстановить и впустить кислород. Это, по-видимому, правильное объяснение приведенных выше экспериментов.

Количество оксилюциферина также может быть легко уменьшено при использовании крови подковообразного краба (*Limulus*), выдержанной до развития бактерий. Этот эксперимент представляет особый интерес, потому что кровь содержит гемоцианин, который бесцветен в восстановленном состоянии и синий в кислородном. Таким образом, изменение цвета служит индикатором концентрации кислорода в крови. Образец дурно пахнущей крови *Limulus*, насыщенный бактериями, становится бесцветным при выдерживании в пробирке в течение 10-15 минут, но синий цвет быстро возвращается при встряхивании с воздухом. Такая кровь обладает способностью восстанавливать оксилюциферин за счет активности бактерий, которые в ней содержатся. Свежая кровь обладает очень слабым, если вообще оказывает какое-либо восстанавливающее действие.

Сильным восстанавливающим действием в отсутствие кислорода обладают не только бактерии, но и тканевые экстракты. Таким образом, мышечная ткань, окрашенная метиленовым синим, очень быстро обесцвечивает (уменьшает количество) метиленового синего, если не пропускать кислород (воздух), но синий цвет немедленно возвращается, если впустить воздух.

Оксилюциферин (*т.е.*, раствор люциферина, который был полностью окислен кипячением или выдерживанием на воздухе до тех пор, пока он больше не перестанет светиться люциферазой), если его смешать с суспензией мышц размолотой лягушки и выдержать в хорошо заполненной и закупоренной пробирке в течение нескольких часов, восстанавливается до люциферина и дает яркий свет, если его теперь налить в раствор люциферазы. Суспензия мышц лягушки сама по себе или оксилюциферин сам по себе не дает света от люциферазы, равно как и смесь суспензии мышц лягушки и оксилюциферина, если ее взбалтывать на воздухе в течение нескольких часов. Только если эту последнюю смесь выдерживать в анаэробных условиях, уровень оксилюциферина снижается.

Считается, что восстанавливающее действие тканей обусловлено восстанавливающим ферментом (*редуктазой* или *редуктазой*), который сам по себе состоит из пергидридазы и какого-либо легко окисляемого вещества, такого как альдегид. В присутствии пергидридазы кислород воды окисляет альдегид, а высвобожденный водород восстанавливает любое легко восстанавливаемое вещество, которое может присутствовать. В свежем молоке содержится пергидридаза, известная как фермент *Шардингера*, который разрушается при кипячении. Если

добавить немного альдегида, свежее молоко после непродолжительного выдержки восстановит метиленовый синий до лейкоосновы или нитраты до нитритов. При встряхивании с воздухом возвращается синий цвет. Уменьшения не происходит, если не добавить альдегид или немного вареного экстракта ткани, такой как печень. Экстракт вареной печени сам по себе не обладает восстанавливающим действием, но содержит вещество, похожее на альдегид, о котором говорят как *окоферменте*. Альдегид окисляется до соответствующей кислоты. Молоко будет восстанавливать метиленовый синий без альдегида, если бактерии присутствуют в большом количестве. При перемешивании молока, метиленового синего и альдегида с воздухом не происходит уменьшения температуры. Оптимальная температура довольно высокая, от 60 ° до 70 ° C.

Я нахожу, что молоко является благоприятной и удобной средой для восстановления содержания оксилициферина и что оно действует без добавления альдегида или присутствия бактерий. Вероятно, в растворе люциферазы и оксилициферина есть вещество, действующее как альдегид. При добавлении молока к раствору люциферазы-оксилициферина свет не появляется, но если смеси дать отстояться в отсутствие кислорода, при подаче воздуха свет появится. Для удобства можно не допустить попадания воздуха, полностью заполнив раствором небольшие пробирки и закрыв их резиновыми пробками.

Поскольку почти все ткани животных содержат редуктазы, неудивительно обнаружить, что свежеприготовленный и отфильтрованный экстракт *кипридина*, содержащий оксилициферин и люциферазу, который не дает света при встряхивании, будет давать свет при прохождении воздуха через пробирку с закупоркой в течение 24 часов при комнатной температуре в темноте. Хотя это может быть связано с развитием бактерий с восстанавливающим действием, это кажется маловероятным, поскольку при тех же условиях метиленовый синий не восстанавливается в течение 24 часов, и в пробирке нет помутнения или запаха разложения. Через 48 часов появляются бактерии, и количество метиленового синего также уменьшается. Если мы добавим хлороформ, толуол или тимол в пробирки с *экстрактом кипридина*, чтобы предотвратить рост бактерий, и дадим им постоять 48 часов, то после подачи воздуха пробирка с хлороформом не даст света, но пробирки с толуолом и тимолом дают свет, хотя он и не такой яркий, как если бы их не было. Я полагаю, что эти вещества оказывают разрушительное действие на редуктазы, наиболее полное в случае хлороформа. Дюбуа (1919с) также зарегистрировал появление восстанавливающего фермента в *Pholas*, "гидрогеназы", которая способна образовывать водород из тростникового сахара, и люциферина из вареного ежжелудочно-кишечного *тракта* *Pholas*, получаемого из тростника. Теперь он считает его идентичным своей ко-люциферазе.

Мне не удалось продемонстрировать, что экстракт *кипридина* восстанавливает метиленовый синий или нитраты до нитритов ни с добавлением ацетальдегида, ни без него. Это может быть связано с тем фактом, что оксилициферин, который также присутствует, восстанавливается легче, чем нитраты или метиленовый синий, и поэтому восстанавливается в первую очередь.

Мы также можем восстанавливать уровень оксилициферина средствами, которые не предполагают использования экстрактов животного происхождения. Возможно, лучшим из них является восстановление черным палладием и гипофосфитом натрия. Последний окисляется в присутствии палладия, и образующийся водород высвобождается. Образующийся водород восстанавливает любое легко восстанавливаемое вещество, которое может присутствовать,

такое как метиленовый синий или оксилициферин. Оксилициферин не восстанавливается одним палладием или одним гипофосфитом, но метиленовый синий восстанавливается только палладиевой сажей.

Если сероводород пропустить через раствор метиленового синего, краситель очень быстро восстанавливается и становится бесцветным. Если H_2S удаляется кипячением бесцветного раствора метиленового синего, синий цвет снова возвращается при охлаждении. Оксилициферин также может быть уменьшен на H_2S .

Если к оксилициферину добавить немного порошка Mg , а затем последовательно разбавлять уксусную кислоту по мере того, как уксусная кислота расходуется на образование ацетата Mg , количество оксилициферина восстановится относительно быстро. В ходе реакции образуется образующийся водород, который, без сомнения, является активным восстановителем.

Разбавленная кислота способствует восстановлению содержания оксилициферина. Если насытить раствор оксилициферина CO_2 или добавить к нему немного разбавленной уксусной кислоты, HCl , HNO_3 или H_2SO_4 , произойдет некоторое снижение концентрации. Восстановление не происходит, если раствор насыщен чистым водородом, даже если дать ему отстояться 24 часа. Действие кислоты начинается, когда раствор оксилициферина, обычно слабощелочной ($pH = 9$), становится нейтральным ($pH = 7,1$), как указано в [таблице 9](#). Кислота должна воздействовать на оксилициферин, поскольку в ней нет люциферина или других ферментов, разрушающихся при кипячении.

Таблица 9

Влияние кислоты на восстановление оксилициферина

Люминесценция раствора	pH	люциферазой	Отмечает
, что при 20°с только оксилициферин	9,01	Отрицательный	
20°с Оксилициферин + 0,05°с, 5%. уровень уксусной кислоты	8,8	Отрицательный	
, оксилициферин 20°с + 0,15°с, 5%. уксусная кислота	7,1,	Чистая	
, 20% оксилициферина + 0,30% ок. уксусная кислота	5,9	Хорошая	кислота образует осадок в этом золе оксилициферина.
20°с. Оксилициферин + 0,50°с. 5%. уксусная кислота		Хорошая	кислота образует осадок в этом золе оксилициферина.
20°с. Оксилициферин + 0,75°с. 5%. уксусная кислота		Хорошая [10]	Кислота образует осадок в этом золе оксилициферина.

[\[10\]](#) Свет быстро исчезает из-за влияния кислотности на люциферазу.

Возможно, что действие бактерий (которые продуцируют CO_2), мышечной ткани (которая содержит молочную кислоту), молока (в котором молочная кислота может образовываться бактериями) или Mg + кислоты при образовании люциферина является результатом не их восстанавливающей способности, а их кислотности. К счастью, мы можем проверить этот вопрос, используя восстановительные жидкости, которые не являются кислотными. Если они также образуют люциферин из оксилициферина, должно произойти восстановление.

Образующийся Н может образовываться при действии NaOH на Al или при добавлении мелкодисперсного Mg или Zn или Al в воду. С Mg вода становится лишь слегка щелочной из-за образования почти нерастворимого $Mg(OH)_2$. Если мы добавим немного порошка Al и разбавим NaOH раствором оксильюциферина, выделяется Н и образуется люциферин. Поскольку оксильюциферин не может быть получен добавлением одной щелочи, в этом эксперименте мы должны добиться восстановления оксильюциферина в щелочной среде за счет образующегося Н. Люциферин также может быть получен простым добавлением пыли Al, Zn или Mg в раствор оксильюциферина. Метиленовый синий также может быть легко восстановлен до лейкооснования пылью Zn или Al + NaOH.

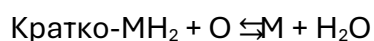
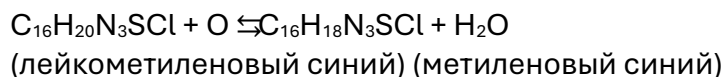
Действительно, если добавить немного порошка Al, Zn или Mg в раствор люциферазы, при встряхивании раствора будет появляться свет. Раствор люциферазы всегда должен содержать продукт окисления люциферина - оксильюциферин. В присутствии зарождающегося Н он восстанавливается до люциферина, а поскольку реакция среды щелочная и присутствует люцифераза, он окисляется с образованием света, когда при встряхивании растворяется воздух. Свет никогда не может стать очень ярким, кроме как на поверхности, из-за недостатка кислорода в растворе. Таким образом, может показаться, что действие бактерий, дрожжей, мышечных клеток и т.д. На оксильюциферин должно быть обусловлено не только их кислой реакцией, но и их восстанавливающей способностью.

Приведенный выше эксперимент является очень ярким и поучительным. Если взять пробирку с раствором люциферазы, содержащим, как и в самом деле, оксильюциферин, добавить немного пыли Zn или порошка Mg, и начнется выделение водорода. Теперь условия благоприятны для восстановления концентрации оксильюциферина, и это происходит. Встряхните содержимое пробирки, чтобы растворить кислород, и появится свет. Дайте пробирке постоять, и свет вскоре исчезнет. Встряхните еще раз, и свет снова появится. Процесс уменьшения свечения и окисления можно демонстрировать много раз.

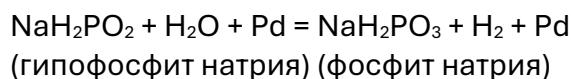
Аналогичный эксперимент можно провести с раствором люциферазы и оксильюциферина путем добавления NH_4SH . Это послужит также другим примером восстановления оксильюциферина в щелочной среде. Всякий раз, когда мы встряхиваем пробирку с люциферазой, оксильюциферин и NH_4SH , появляется свет. Когда пробирка находится в состоянии покоя, она становится темной. Даже малейшего прикосновения достаточно, чтобы взбаламутить содержимое пробирки, вызвать растворение кислорода и появление света. Это точно так же, как если бы мы стимулировали трубку для получения света, и я считаю, что это явление имеет более глубокое значение и более фундаментальное сходство с явлениями стимуляции, чем может показаться на первый взгляд. Какое более простое средство управления процессом мы можем придумать, чем поступление или удаление кислорода? Светлячок включает свой свет путем стимуляции нервов светящегося органа. *Noctiluca* вспыхивает при любой стимуляции, даже малейшее возбуждение вызывает яркое свечение. Если процесс стимуляции означает просто поступление кислорода к фотогеничным клеткам, то у нас есть механизм в самой клетке для автоматического производства света. Поступление кислорода приводит к аэробным условиям, и люциферин в присутствии люциферазы может затем окисляться до оксильюциферина с люминесценцией. Когда кислород израсходован, свет гаснет, преобладают анаэробные условия, и оксильюциферин снова восстанавливается до люциферина. Таким образом, люциферин преобразуется в течение периода покоя *Noctiluca* или между вспышками светлячка. Какой более эффективный тип освещения, чем этот, можно пожелать?

Опять же, метиленовый синий предлагает интересную параллель с оксильюциферинном. Небольшое количество NH_4SH , добавленное к раствору метиленового синего, уменьшит (обесцветит) его до лейкоосновы. Если теперь встряхнуть пробирку, синий цвет вернется. После отстаивания снова происходит восстановление. Процесс может повторяться несколько раз, при этом реакция протекает в том или ином направлении, в зависимости от содержания кислорода в смеси.

Поскольку метиленовый синий не содержит кислорода, его восстановление заключается в добавлении двух атомов водорода. Когда лейкометиленовый синий окисляется, в результате соединения этих двух атомов водорода с кислородом образуется вода, таким образом:

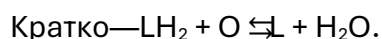


Чтобы восстановить метиленовый синий, мы можем добавить два атома водорода непосредственно из образующегося в растворе водорода или мы можем расщепить воду катализатором в присутствии какого-либо вещества, которое будет поглощать кислород воды, таким образом:

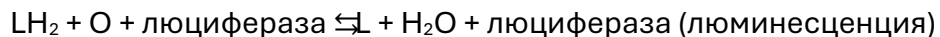


Эта реакция протекает в присутствии тонкоизмельченного палладия. Метиленовый синий может быть восстановлен H_2 и гипофосфит окислен.

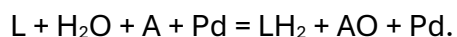
Поскольку оксильюциферин может быть восстановлен палладием и гипофосфитом натрия (Harvey, 1918), вполне вероятно, что мы можем записать уравнение восстановления оксильюциферина и окисления люциферина аналогично уравнению для метиленового синего:



Так же, как и в случае с метиленовым синим, реакция протекает в правильном направлении самопроизвольно, если давление O достаточно велико. Если люцифераза также присутствует, мы имеем люминесценцию.



Реакция протекает в левом направлении при низком давлении кислорода, в присутствии образующегося водорода или с каким-либо катализатором, который способен расщеплять воду, переводя H_2 в оксильюциферин, а O - в акцептор (A). Нет,₂PO₂ играет роль акцептора.



По-видимому, именно таким образом действуют восстанавливающие ферменты или пергидридазы (сравнимые с Pd) живых тканей (Bach, 1911-13), и действие дрожжевых клеток, бактерий, мышечных суспензий и т.д. По восстановлению оксильюциферина должно происходить таким же образом.

Если мы предположим, что соединение LH_2 (люциферин) хотя бы в малейшей степени диссоциировано на L и водород, ион водорода сместит равновесие в сторону образования того вещества, которое включает поглощение водорода. Следовательно, мы можем получить частичное образование люциферина, добавляя кислоту к оксильюциферину. Уменьшение концентрации ионов H имеет тенденцию сдвигать равновесие в противоположном направлении. Следовательно, добавление щелочи способствует окислению люциферина, и в целом верно, что биологическому окислению способствует щелочная реакция. Кроме того, кислород в щелочной среде обладает более высоким окислительным потенциалом, чем в нейтральной или кислой среде. Я полагаю, что это объясняет действие кислоты при образовании люциферина из оксильюциферина.

Добавление кислоты - не единственное средство, способствующее образованию люциферина из оксильюциферина. Любая реакция, которая протекает в одном направлении с выделением света, теоретически должна протекать в противоположном направлении под воздействием света. Насколько я знаю, случай реакции, фотогеничной в одном направлении и фотохимической в другом, никогда не был описан, если только мы не примем случаи фосфоресценции, например, поглощение света CaS и его излучение в темноте. Однако реакция, которая происходит во время фосфоресценции, не может быть установлена.

Это факт, что свет вызывает снижение уровня оксильюциферина. Пробирка с оксильюциферинем, подвергнутая воздействию солнечного света в течение шести часов или ртутной дуги в течение двух часов, частично превратится в люциферин. Он будет люминесцировать при добавлении люциферазы, в то время как контрольная пробирка, хранящаяся в темноте, не обнаруживает следов люциферина. Действие более выражено при воздействии ультрафиолета, поскольку раствор оксильюциферина в кварцевой трубке показал большее снижение, чем раствор в стеклянной трубке, при воздействии в течение того же периода времени кварцевой ртутной дуги. Восстановление не зависит от образования кислоты под воздействием света, поскольку две пробирки с оксильюциферинем, одну из которых хранили в темноте, а другую выставляли на солнечный свет в течение шести часов, дали одинаковую реакцию, $\text{pH} = 9,3$. Конечно, под воздействием света могло образоваться какое-то восстанавливающее вещество, но это маловероятно.

Поэтому мы можем записать реакцию для люминесценции следующим образом:

	темнота
,	щелочь
,	люцифераза,
люциферин (LH_2) + O	$\rightleftharpoons$ оксильюциферин (L) + H_2O (люминесценция),
	пергидридаза,
	кислота
,	свет

Кислота и свет способствуют восстановлению, в то время как щелочь и темнота способствуют окислению в реакции люциферин - оксилюциферин. Действительно ли люциферин окисляется удалением H_2 или добавлением кислорода, конечно, неясно, но аналогия с метиленовым синим поразительна и может служить рабочей гипотезой до тех пор, пока не будут известны состав люциферина и продукт его окисления.

Хотя я не изучал свойства оксилюциферина так полно, как свойства люциферина, насколько я могу судить, оба вещества дают одинаковые общие реакции и обладают идентичными свойствами. И неочищенный люциферин, и неочищенный раствор оксилюциферина имеют желтый цвет, но я не верю, что чистый люциферин или оксилюциферин имеют желтый цвет, потому что эфирный или бензиновый экстракт *кипридина* также желтый, хотя люцифераза, люциферин и оксилюциферин нерастворимы в эфире и бензине. Желтый пигмент, который, как можно наблюдать, составляет часть светящейся железы *Cypridina*, не является люциферинном или люциферазой. Это может быть пигмент, родственник *урохрому*.

Когда проводятся тесты и осаждающие реагенты добавляются к неочищенному люциферину и раствору неочищенного оксилюциферина, они дают идентичные результаты в каждом конкретном случае. Более полное описание химического состава люциферина было дано в этой главе, и нет необходимости дублировать эти утверждения относительно оксилюциферина. Как и люциферин, оксилюциферин проходит фарфоровые фильтры, диализируется через пергаментные или коллодиевые мембраны и не усваивается слюнной диастазой, пепсином HCl , панкреатином Merck в нейтральном растворе и эрепсином. Слюнной диастазе и панкреатину (содержащему амилазин, трипсин и липазу) давали перевариваться в течение четырех дней при температуре $38^{\circ}C$ без каких-либо признаков пищеварительного действия.

Поскольку люциферин является очень легко окисляемым веществом, мы должны ожидать, что его количество уменьшится точно так же, как уменьшится содержание глюкозы. Однако концентрированный раствор люциферина не оказывает восстанавливающего действия на реагенты Фелинга (щелочная медь), Барфоеда (кислотная медь), Найландера (щелочная Bi) или Кнаппа (щелочная Hg). Глюкоза восстанавливает метиленовый синий в щелочном (не в нейтральном растворе) состоянии, но люциферин не восстанавливает метиленовый синий в щелочном или нейтральном растворе. Таким образом, кажется, что люциферин не должен содержать альдегидной группы. Если это так, то мы должны ожидать восстановления некоторых из вышеупомянутых реагентов. Какая именно группа участвует в окислении, в настоящее время неизвестно, и в отсутствие дополнительных экспериментальных данных предположения относительно этого могут иметь мало значения.

Краткие сведения

Подводя итог, мы можем сказать, что было определенно показано, что свечение по крайней мере трех групп светящихся животных, жуков, *Pholas* и *Cypridina*, обусловлено взаимодействием двух веществ, люциферина и люциферазы, в присутствии воды и кислорода. Люциферин и люцифераза обладают совершенно разными свойствами и могут быть легко отделены друг от друга различными химическими процедурами. Поскольку люциферины и люциферазы, полученные от разных светящихся животных, обладают несколькими разными свойствами, их

можно обозначить с помощью префикса общего названия животного, от которого они получены.

Cypridina люциферин отличается от *Pholas* люциферина тем, что он не может быть окислен под действием света KMnO_4 , H_2O_2 , с гемоглобином или без него или аналогичными окислителями. *Cypridina* люцифераза отличается от *Pholas* и люциферазы светлячков тем, что она нелегко разрушается жирорастворимыми анестетиками, такими как хлороформ, эфир и т.д.

Когда *ципридина* люциферин окисляется, фундаментального расщепления молекулы не происходит, поскольку продукт, оксилюциферин, может быть легко восстановлен до люциферина снова. Это восстановление осуществляется в условиях, аналогичных тем, которые необходимы для восстановления красителей, таких как метиленовый синий. Оксилюциферин может быть восстановлен до люциферина, который снова будет давать свет с помощью люциферазы, редуктазами мышечной ткани, печени и т.д. Или бактериями; ферментом Шардингера в молоке; H_2S ; образующимся водородом при действии уксусной кислоты на магний или воды или NaOH на алюминий, цинк или магний; и черной палладией и гипофосфитом натрия - всеми хорошо известными способами восстановления. Снижение уровня оксилюциферина, без сомнения, происходит даже в присутствии люциферазы, если отсутствует кислород, а снижение уровня оксилюциферина, без сомнения, происходит у животных, которые сжигают люциферин внутри клетки, тем самым способствуя сохранению материала. Разбавленная щелочь способствует окислению, а разбавленная кислота - восстановлению. Свет способствует восстановлению оксилюциферина.

По-видимому, люциферин и оксилюциферин обладают идентичными химическими свойствами. Ни то, ни другое не усваивается ферментами: солодовой диастазой, пталином, дрожжевой инвертазой, пепсином, трипсином, стеапсином, амилапсином, ренином, эрепсином, уреазой или ферментами, содержащимися в водных экстрактах высушенной селезенки, почек или печени. Люцифераза разрушается только пепсином (вероятно), трипсином, эрепсином и чем-то еще в экстракте селезенки и печени.

Люцифераза, несомненно, является белком, и все ее свойства согласуются со свойствами альбуминов. Хотя люциферин расходуется на окисление больших количеств, он во многом ведет себя как фермент и может рассматриваться именно так.

Люциферин, с другой стороны, не усваивается протеолитическими ферментами, поддается диализу, почти, но не полностью осаждается при насыщении $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, и растворим в абсолютном спирте, ацетоне и некоторых других органических растворителях, но не в строго жировых растворителях, таких как эфир, хлороформ и бензол. Существуют, однако, определенные связи CO-NH , на которые не воздействуют протеолитические ферменты, и некоторые пептоны, растворимые в абсолютном спирте, так что эти две характеристики не исключают его из группы белков. Люциферин, на самом деле, обладает многими свойствами, общими с протеозами и пептонами, но его химическая природа в настоящее время не может быть определена.

ГЛАВА VII

ДИНАМИКА ЛЮМИНЕСЦЕНЦИИ

Одной из самых необычных особенностей люминесценции в целом является небольшое количество материала, необходимое для создания видимого излучения света. В крайнем случае, вспышка света, возникающая в результате воздействия на ZnS единственной α -частицы, атома гелия, видна невооруженным глазом. Добавление одной части к миллиону какого-либо тяжелого металла к чистому CaS придаст последнему фосфоресцирующие свойства. Мы вынуждены полагать, что тяжелый металл вступает в какую-то реакцию во время освещения, которая обращается вспять излучением света после освещения, и необходимо очень небольшое количество тяжелого металла. Пирогаллол в воде в соотношении 1:5 000 000 (m/512 000) может быть окислен с образованием света $K_4Fe(CN)_6$ и H_2O_2 (Harvey, 1917), а m/ 100 пирогаллола + H_2O_2 даст видимый свет при концентрации коллоидной платины 1:250 000 (Goss, 1917).

Люциферин и люцифераза из *Cypridina* также будут люминесцировать в чрезвычайно малых концентрациях. Если растереть одну *таблетку кипридина* в ступке с водой и разбавить экстракт до 25 600 °с, можно наблюдать свечение, если к этому разбавленному раствору люциферазы добавить люциферин. Определив объем светящейся железы *Cypridina* и даже предположив, что весь этот объем составляет люцифераза, можно рассчитать, что одна часть люциферазы в 1 700 000 000 частях воды будет давать свет при добавлении люциферина. Аналогично, аналогичное разведение люциферина даст видимый свет при добавлении люциферазы.

Чувствительность нашего глаза в значительной степени ответственна за обнаружение столь незначительного изменения энергии. Как мы видели, недавние исследования доказали, что адаптированный к темноте глаз может обнаруживать 18×10^{-10} эрг в секунду. Исходя из теплоты полного окисления пирогаллола, можно рассчитать количество пирогаллола, необходимое для получения 18×10^{-10} эрг при полном окислении. Это количество бесконечно мало. Когда пирогаллол окисляется $K_4Fe(CN)_6$ и H_2O_2 , он окисляется не полностью и, вероятно, лишь небольшое количество энергии преобразуется в свет; в противном случае мы могли бы видеть свечение пирогаллола в гораздо более слабой концентрации. Поскольку реакция люциферин - оксилюциферин так легко обратима, необходимо выделять очень мало энергии, и, как показывают эксперименты, очень мало тепла, если таковое вообще имеется, сопровождается выделением света. Даже если это правда, все равно очень небольшое количество люциферина может производить очень большое количество света.

Необходимо только очень небольшое количество люциферазы, поскольку она ведет себя как фермент и следует общему правилу, согласно которому катализаторы действуют в незначительных концентрациях.

Исходя из предположения, что люцифераза представляет собой фермент, органический катализатор окисления люциферина с образованием света, мы можем надлежащим образом исследовать связь между концентрацией люциферина и люциферазы и интенсивностью и продолжительностью свечения. Напряжение кислорода, концентрация ионов водорода и температура должны поддерживаться постоянными, поскольку все они влияют как на интенсивность, так и на продолжительность свечения. Однако, прежде чем рассматривать

люциферин и люциферазу, давайте изучим несколько хорошо известных хемилюминесцентных окислений с особым упором на концентрацию реагирующих веществ и температуру.

Влияние температуры на люминесценцию представляет особый интерес, поскольку оно дает нам средство анализа для определения того, зависит ли люминесценция от скорости реакции. Мы знаем, что температура очень мало влияет на фотохимические реакции, потому что реакция зависит от поглощения света, физического процесса, и это увеличивает его лишь на небольшой процент. при повышении температуры на 10°C . Проще говоря, ее температурный коэффициент (Q_{10}) для интервала в 10° обычно меньше 1,1. С другой стороны, мы должны ожидать, что фотогеничные реакции, в которых часть химической энергии преобразуется в лучистую энергию, будут выделять тем больше света, чем больше скорость реакции. Поскольку скорость реакции так быстро возрастает с повышением температуры ($Q_{10} = 2-3$), интенсивность люминесценции должна быстро увеличиваться с повышением температуры.

Траутц (1905) на основе своего обширного исследования хемилюминесценции фенольных и альдегидных соединений пришел к выводу, что интенсивность люминесценции пропорциональна скорости реакции. Он основывал свои выводы в основном на влиянии температуры и концентрации реагирующих веществ и зашел так далеко, что заявил, что любая реакция вызовет свечение, если скорость реакции будет достаточно увеличена. Совершенно верно, что повышение температуры действительно увеличивает интенсивность хемилюминесценции, но это только в определенных пределах. Когда мы повышаем температуру, хемилюминесценция становится более интенсивной, но вскоре мы достигаем температуры, обеспечивающей максимальную люминесценцию, и выше этой температуры интенсивность уменьшается. Особенно хорошо это видно по действию различных окислителей на пирогаллол и H_2O_2 , Table 10B. При 100°C . многие окислители практически не выделяют света, на которые сами по себе при 100° не воздействуют. Если мы хотим связать скорость реакции с интенсивностью люминесценции, мы должны заключить, что выделение света зависит скорее от оптимальной, чем от максимальной скорости реакции.

ТАБЛИЦА 10

Температура и светопроизводительность. Окислитель смешивают с равным количеством М/100 пирогаллола + 3%. C_2O_2

Температура окислителя	Температуры				
	0-2°	20°	50°	75°	98-100°
Сок репы 1%. крови экстракт	Слабый, слабый	Хороший, ярмарка	Хороший, хорошая	Яркий,	Отрицательный. ярмарка.
м/к $20_4\text{Fe}(\text{CN})_6$	отрицательных	хороший	яркий		хороший.
м/100 KmnO_4	ярмарки	хороший	светлый	светлый	обморок внезапный.
М/50 $\text{K}_2\text{C}_2\text{O}_7$	отрицательные	честные	слабый	ярмарка	отрицательный.
м/100 Ocp_3	негативных	хороший	светлый	светлый	обморок.
М/10 KCP квасцы	негативных	слабый	слабый	слабый	отрицательный.

М/10 отель NH ₄ Fe квасцы	негативных	слабый	слабый	слабый	, очень слабый.
Количество ₂ NaClO	Отрицательных, Яркая вспышка,	Честно Яркая вспышка,	, Яркая вспышка,	Справедливых,	отрицательных. Яркая вспышка.

Известно довольно много случаев, когда увеличение массы реагирующих веществ приводит не к увеличению, а к фактическому прекращению люминесценции. Этот факт не подтверждает теорию о том, что скорость реакции является определяющим фактором люминесценции. Условия люминесценции белого фосфора наиболее интересны и необычны. (См. van't Hoff, 1895; Ewan, 1895; Centnerszwer, 1895; Russell, 1903; Шарфф, 1908.) Фосфор начнет люминесцировать только при определенном небольшом давлении кислорода. Это "минимальное давление свечения" кислорода очень низкое, настолько низкое, что более ранние наблюдатели, не сумевшие удалить следы кислорода, думали, что свечение может происходить в отсутствие кислорода. Достаточно любопытно, что существует также "максимальное давление свечения" кислорода, выше которого свечение не возникает. Фосфор не будет люминесцировать в чистом кислороде. Между минимальным и максимальным значениями находится "оптимальное давление люминесценции", при котором люминесценция фосфора наиболее яркая. Точные значения этих давлений зависят от степени присутствия водяного пара и температуры. Согласно *Справочнику Abegg по органической химии*, максимальное давление свечения при наличии водяного пара составляет 320 мм. Ртутного столба при 0 ° и увеличивается на 13,19 мм. Ртутного столба при повышении температуры на каждый градус. Это означает, что при определенной температуре, скажем, 20°, фосфор не будет люминесцировать при давлении кислорода 583 мм. Hg, но будет люминесцировать при таком давлении. Однако, если мы повысим температуру, свечение будет происходить при давлении кислорода 583 мм рт. ст.

Несколько аналогичный случай представляет окисление раствора пирогаллола при контакте с озоном, за исключением того, что в этой реакции слишком высокая концентрация пирогаллола будет препятствовать окислению. Я не изучал влияние различных концентраций озона. Если кислород, пропущенный через озонатор (бесшумную электроразрядную трубку), пропускают через м/100 пирогаллола, то при 0 ° не возникает люминесценции, при 20 ° - яркой люминесценции, при 50 ° - хорошей люминесценции и яркой люминесценции при температуре кипения. Если пирогаллол имеет концентрацию *m*, то при 0° или 20° люминесценция не возникает, при 50° - слабая, а при температуре кипения - яркая. При определенной температуре, скажем, 20 °, свечение не появляется, если пирогаллол имеет концентрацию *m*, но если мы повысим температуру, может возникнуть люминесценция. Сходство с фосфором очевидно. Таким образом, "максимальное давление люминесценции" пирогаллола увеличивается с повышением температуры.

Мы уже видели, что пирогаллол также может окисляться, если присутствует H₂O₂ is present, by a great variety of substances, such as peroxidases of potato or turnip juice, hæmoglobin, KMnO₄, K₄Fe(CN)₆, CrO₃, MnO₂, гипохлориты и гипобромиты или коллоидные Pt и Ag. Для удобства мы можем совместно называть их окислителями. Они приведены в [таблице 13](#). При отсутствии H₂O₂, свечение не возникает. В случае некоторых из этих окислителей пирогаллол будет

люминесцировать в разбавленных концентрациях, но не в сильных. Кроме того, разбавленный пирогаллол будет люминесцировать в разбавленном растворе окислителя, но не в концентрированном растворе окислителя. Следствием повышения температуры в этих случаях также является увеличение "максимальной концентрации люминесценции" пирогаллола и "максимальной концентрации люминесценции" окислителя. Таблица 11 показывает это влияние температуры при использовании $K_4Fe(CN)_6$ и различных концентраций пирогаллола, а таблица 12 показывает влияние температуры при использовании пирогаллола и различных концентраций $K_4Fe(CN)_6$. В таблице 10 показана зависимость между температурой и интенсивностью люминесценции пирогаллола и различных окислителей. Термины *слабый, справедливый, хороший и яркий* являются чисто относительными обозначениями яркости, оцениваемой глазом, поскольку точные измерения слабых интенсивностей производить очень сложно.

Из таблицы 10 следует отметить, что интенсивность свечения пирогаллола, окисленного большинством окислителей, на самом деле меньше при температуре кипения, факт, который я неоднократно проверял. Давайте теперь посмотрим, как следует объяснить эти факты. Если предположить, что люминесценция зависит от скорости реакции, интенсивность люминесценции должна увеличиваться с повышением температуры. До определенного предела это то, что мы обнаруживаем, но при температурах выше этого предела интенсивность свечения фактически уменьшается. Продолжительность свечения также уменьшается. Во многих случаях существует оптимальная температура для люминесценции, и мы можем только заключить, что люминесценция зависит не от очень быстрой скорости реакции, а от определенной скорости реакции. Предполагая, что это правда, как мы можем объяснить аномальный факт, что при высоких концентрациях кислорода фосфор не люминесцирует или что при высоких концентрациях пирогаллола отсутствует люминесценция в присутствии озона или окислителя и H_2O_2 . Конечно, при высокой активной массе кислорода (в случае люминесценции фосфора) или пирогаллола (в случае люминесценции пирогаллола) скорость реакции должна быть больше оптимальной. Если это так, то понижение температуры должно снизить скорость реакции до оптимальной и должен появиться свет. Однако, как мы видели, не понижение, а повышение температуры вызывает свечение при высокой концентрации кислорода или пирогаллола.

ТАБЛИЦА 11

Температура, концентрация пирогаллола и выделение света. Равное количество $m/20$ $K_4Fe(CN)_6$ смешивают с пирогаллолом + 3% H_2O_2

Концентрация пирогаллола (после смешивания)	Температура						
	0-2°	10°	20°	30°	50°	75°	98-100°
M/4	негативно е	негативно е	хороший	очень слабый	слабый	ярмарка	слабый

м/40	минус	слабый	слабый	слабый	хорошие	светлые	хорошие
м/400	слабый	ярмарка	хорошее	хорошее	хорошее	яркое	яркой вспышкой
м/4,000	яркий	яркий	яркий	яркий	яркий флэш -	ярмарка флэш	негативно е

ТАБЛИЦА 12

Температура, концентрация ферроцианида и производство света. Равное количество $K_4Fe(CN)_6$ смешивают с м/100 Пирогаллолом + 3% H_2O_2

Концентр ация $K_4Fe(CN)_6$ при воздейств ии света (после смешива ния) при	температурах 0-2°,	10°,	20°,	30°,	50°,	75°,	98-100°, Наполови ну насыщен ная при 20°C,
Отрицате льная	Слабая,	Довольно ,	хорошая,	Хорошая, Слабая вспышка,	Насыщен ная на одну шестую при 20°C,	Очень слабая,	Довольно,
хорошая,	Хорошая,	Яркая,	Очень яркая,	Хорошая,	вспышка,	Очень хорошая,	Хорошая,

Таблица 13

Светящиеся вещества с Пирогаллолом и перекисью водорода

Равный объем добавляется к смеси из 1 части М/100 пирогаллол или 1 часть на 3% H_2O_2 + 1 часть М/100 пирогаллол; следовательно, концентрация готовой смеси-один-полтора, что дан			свет с пирогалл овым	свет с пирогалл овым + H_2O_2	посинени я десны гваяковое	посинени я десны гваяковое + H_2O_2	LiberatioH кислород а от H_2O_2
1	ферроциа нида калия	$(K_4Fe(CN)_6$ м/10 м/20)	-	Яркий	+		+
2	феррициа нида	$(K_3Fe(CN)_6$ м/10-	-	очень	-	-	очень

	калия	м/1,250)		слабая к -			медленно
3	хромата калия	(K_2O Cr ₄ м/20-м/100)	-	Хорошо	+		+
4	бихромат калия	($K_2Cr_2O_7$ м/50 м/100)	-	хорошее	+		+
5	калия перманганат	($KMnO_4$ м/50 м/200)	-	ярко -	+	-	+
6	гидроксид калия	(KOH м-м/6,250)	-	-	-	-	Очень медленно
7	калий хлоратом	($KClO_3$ м 10)	-	-	-	-	-
8	персульфата калия	($K_2S_2O_8$ м/10-м/128)	-	-	-	-	-
9	калий хромовых квасцов	($K_2Cr_2O_7$) ₃ .K ₂ , поэтому ₄ м/10)	-	слабый	очень медленно	очень медленно	-
10	железо аммониевые квасцы	($Fe_2(SO_4)_3$ ·(NH ₄) ₂ SO ₄ м 10)	-	слабый	+		очень медленно
11	хлорного железа	($FeCl_3$ м/10-м/250)	-	Справедливая	+		медленно
12	сульфата железа	($FeSO_4$ м/10-м/6,250)	-	Ярмарка	-	+	медленно
13	медного купороса	($CuSO_4$ М/5-м/125)	-	-	-	+	очень медленно
14	хромовой кислоты	($K_2Cr_2O_7$ м/100)	-	ярко -	+		+
15	сульфат хрома	($Cr_2(SO_4)_3$ 2 процента в)	-	Слабый	-	+	медленно
16	хлора вода		-	-	+		+
17	бромную воду		-	-	+		+

18	йода в КИ		-	-	+		+
19	гипохлорита натрия	(мл вода + NaOH в)	слабая вспышка ярко -	+		++	
20	гипобромита, остаток натрия	(NaOBr, бромная вода + NaOH в)	Слабая вспышка ярко -	+		++	
21	натрия hypiodite	(я в КИ + NaOH в)	-	слабая	+		+
22	гипохлорита кальция	(Ca(Оцл) ₂ насыщенный раствор)	-	Хорошо	+		++
23	репы сока		-	ярко	-	+	++
24	репы сок нагревают до 70°		-	слабый	-	+	очень медленный
25	сока репы варили		-	-	-	-	-
26	раствором альбумина		-	-	-	-	-
27	альбумин раствор + Кмно ₄		-	Хорошо	+	-	++
28	альбумин раствор + Кмно ₄ кипятят 1 мин. и процеживают (осадок не образуется)		-	Хорошо	+	-	++
29	Желатиновый раствор		-	-	-	-	-
30	Раствор желатина + КМnO ₄		-	Хорошо	-	-	++
31	Раствор желатина + КМnO ₄ и фильтрованной (не выпадать осадок)		-	хорошо	+	-	++
32	коллоидный АГ		-	яркий	+		+
33	коллоидный Пт		-	яркий	+		+
34	коллоидный Fe(o) ₂ (разбавить)		-	-	-	+	-
35	натрия nucleoproteinate (печень)		-	-	-	+	-
36	nucleoproteinate		-	-	-	-	-

	натрия (молочная железа)					
37	натрия пузырькового (дрожжи)	-	-	-	-	-
38	кальмары крови (сепия съедобный). Содержит гемоцианин	-	Хороший			++
39	Крови кальмара (<i>Sepia esculenta</i>) отварной	-	Хорошего			-
40	Крови омара (<i>Palinurus japonicus</i>). Содержит гемоцианин и тетронеритрин, липохром	-	Слабый			++
41	Кровь омара (<i>Palinurus japonicus</i>) вареная	-	Справедливо		-	
- 42	Кровь кольчатых червей (<i>Laonome japonica</i>).....Со держит chlorocruorin	-	хорошие			
43	кольчатых крови (<i>Laonome японика</i>) отварной	-	-			
44	световой pennatulid экстракт (<i>Cavernularia haberi</i>)	-	-	-	+	++
45	световой ракушковые экстракт (<i>Cypridina hilgendorffii</i>)	-	-			+
46	световой простейших экстракт (<i>Noctiluca miliaris</i>)	-	-	-	-	-
47	Светлячок (расположены viticollis), экстракт светящиеся органы	-	-			++
48	железистого ферроцианида	-	слабая	+		+

	(Fe ₂ Fe(CN) ₆)					
49	ферроцианида цинка (цинка ₂ Fe(CN) ₆)	-	-	+		Очень медленны й
50	оксид хрома (Cr ₂ O ₃)	-	-	-		Медленно
51	Гидроксид хрома (Cr(OH) ₂)	-	-	-	Медленно	+
52	Диоксид марганца (MnO ₂)	-	Хорошо	медленно	медленно	++

Я полагаю, что объяснение этих явлений лежит скорее в другом направлении и что влияние температуры и концентрации реагирующих веществ влияет не только на скорость реакции, но и на продукты реакции. Хотя интенсивность люминесценции, несомненно, увеличивается с увеличением скорости реакции, сама люминесценция, вероятно, сопровождает только одну стадию образования ряда продуктов окисления. Эта стадия предпочтительна при определенной температуре и массе реагирующих веществ. Таким образом, считается, что при окислении фосфора образуется несколько промежуточных оксидов. Окисление происходит поэтапно, и, вероятно, люминесценция связана только с одной из стадий цепочки реакций. Вероятно, что определенное давление и температура кислорода благоприятствуют этой конкретной стадии в ущерб другим, и поэтому эти концентрация и температура кислорода соответствуют оптимальным для люминесценции.

Предположение о том, что для получения света должны образовываться определенные продукты окисления пирогаллола, подтверждается тем фактом, что пирогаллол должен быть окислен определенным образом для получения люминесценции. Почернение пирогаллола с поглощением кислорода в присутствии щелочи - очень хорошо известная реакция, но люминесценция не сопровождает этот тип окисления. Я пробовал смешивать пирогаллол всех концентраций и щелочь всех концентраций в попытке получить немного света, но всегда с отрицательными результатами. Аналогичным образом, мои попытки получить свет при электролизе солевых растворов, содержащих пирогаллол, с помощью образующегося кислорода на различных типах анодов натолкнулись на отрицательные результаты. Аналогичный случай представляет люциферин, который самопроизвольно окисляется (наиболее быстро в присутствии щелочи) без образования света и производит свет только при окислении в присутствии люциферазы.

Подводя итог результатам динамики хемилюминесценции, мы можем сказать, что определенные оксилюминесценции возникают только в том случае, если вещество окисляется определенным образом при определенных условиях температуры и концентрации, и что это, вероятно, связано с предпочтением одной стадии (с которой связана люминесценция) в цепи окислений. Если обеспечить температуру и концентрацию, благоприятствующие стадии, ответственной за люминесценцию, то более высокая температура и большая концентрация приводят к увеличению интенсивности люминесценции.

Теперь обратимся к светящимся организмам и рассмотрим влияние температуры и концентрации реагирующих веществ (кислорода, люциферина и люциферазы) на свечение. Мы

уже видели, что люминесценция смеси люциферин-люцифераза начинается при чрезвычайно низком напряжении кислорода и увеличивается по интенсивности с увеличением напряжения кислорода, но очень скоро достигается напряжение кислорода, при котором достигается максимальное свечение, и дальнейшее повышение напряжения кислорода не дает более яркого света. В этом отношении кривая зависимости интенсивности люминесценции от напряжения кислорода, несомненно, очень похожа на кривую зависимости насыщения гемоглобина от напряжения кислорода. Содержание гемоглобина составляет около 50%. насыщен кислородом при давлении 10 мм рт. ст., 80%. насыщается при давлении кислорода 20 мм. и полностью насыщается при давлении кислорода, значительно меньшем давления кислорода в воздухе (152 мм рт. ст.). Поскольку оптимальное напряжение кислорода для люминесценции люциферина также значительно ниже, чем у воздуха, смеси люциферина и люциферазы люминесцируют с одинаковой яркостью независимо от того, пропускают ли через них воздух или чистый кислород. Для получения избытка кислорода необходимо только поддерживать насыщенность раствора воздухом, а заявления относительно концентрации люциферина и люциферазы, а также интенсивности или продолжительности относятся к избытку кислорода. Исследователи, изучавшие влияние повышения давления кислорода на светящихся животных, пришли к тем же выводам. Высокое давление воздуха или кислорода не увеличивает интенсивность свечения (Дюбуа и Реньяр, 1884).

Концентрация ионов водорода в неочищенных растворах люциферина и люциферазы, полученных путем экстрагирования целых ципридин горячей или холодной водой, является довольно постоянной, примерно $pH = 9$, определяется электрометрически. Такие растворы имеют высокое буферное значение, и pH не изменяется во время окисления люциферина, так что эта переменная регулируется автоматически.

Из-за трудностей измерения низких интенсивностей света, которые постоянно меняются, невозможно привести данные об интенсивности света, но легко установить следующие факты: чем выше концентрация люциферина или люциферазы, тем интенсивнее свечение. Чем больше концентрация люциферина, тем больше продолжительность свечения, а чем больше концентрация люциферазы, тем короче длится свечение. Таким образом, если мы смешаем концентрированный люциферин и слабую люциферазу, мы получим яркий свет, который длится полчаса или более, постепенно становясь все более тусклым. Концентрированная люцифераза и слабый люциферин дают яркую вспышку света, которая исчезает почти мгновенно. Концентрированная люцифераза и концентрированный люциферин дают яркий свет, который сохраняется в течение промежуточного периода времени, а слабый люциферин и слабая люцифераза дают слабое свечение, которое сохраняется в течение промежуточного периода времени.

Все эти факты можно объяснить, рассматривая люциферазу как катализатор, ускоряющий окисление люциферина, и предполагая, что интенсивность люминесценции зависит от скорости реакции, т.е. от скорости окисления. В отличие от условий для фосфора и пирогаллола, по-видимому, не существует оптимальной концентрации люциферазы или люциферина, но интенсивность свечения постепенно увеличивается с увеличением концентрации светящихся веществ до точки, когда чистый (?) люциферин и чистая (?) люцифераза, секретлируемые клетками железы животного, вступают в контакт друг с другом. Эту максимальную яркость не следует сравнивать со светом лампы накаливания, но, тем не менее, она видна в хорошо освещенном помещении, вдали от прямых солнечных лучей.

Влияние температуры на люминесценцию *Cypridina* также подтверждает предыдущие выводы. Для данной смеси люциферина и люциферазы свет становится более интенсивным с повышением температуры до определенного оптимума, а затем уменьшается по интенсивности. Снижение интенсивности выше оптимальной происходит из-за обратимого изменения в люциферазе, в результате чего уменьшается ее активная масса. Это изменение становится необратимым в окрестности 70° (в зависимости от различных условий), где происходит коагуляция люциферазы. Свет появляется при 0°, но он гораздо менее интенсивный, чем свет при более высоких температурах, и имеет более желтый цвет. Свет при оптимальных температурах довольно синий. Более слабый свет при температурах выше оптимальной также имеет более желтый цвет. Я полагаю, что эта разница в цвете является функцией замедленной скорости реакции, поскольку смесь люциферина и люциферазы, которая дает голубоватое свечение при комнатной температуре, будет давать более слабое и желтоватое свечение, если ее разбавить водой. Разбавление водой замедлит скорость реакции. Если бы разница в цвете была не реальной, а вызвана изменением цветочувствительности глаза при разной интенсивности такого относительно слабого света (феномен Пуркинье), то более слабый свет должен казаться более синим. Поскольку более слабый свет кажется более желтым, я поэтому считаю, что разница в цвете реальна, а не субъективна.

Минимальная, оптимальная и максимальная температура свечения наблюдается у всех светящихся организмов. Обычно минимальная температура очень низкая. Светящиеся бактерии все равно будут светиться при -11,5° С. Способность люминесцировать в обычных условиях не разрушается под воздействием жидкого воздуха, поскольку при повышении температуры свет снова появляется (Macfayden, 1900, 1902). Почти все организмы люминесцируют при 0° С, и минимум люминесценции, вероятно, представляет собой точку, при которой происходит полное замерзание светящегося раствора. У бактерий его очень мало, потому что они представляют собой растворы в капиллярных пространствах очень маленького размера, что приводит к снижению температуры замерзания.

Максимум люминесценции представляет собой точку, в которой люцифераза обратимо изменяется и больше не является активной. Если температуру снова понизить, люцифераза снова становится активной и снова появляется свет. На несколько градусов выше этой температуры и во всех формах, значительно ниже точки кипения, люцифераза коагулирует и разрушается. Поскольку точка свертывания белков зависит от многих факторов, таких как время нагревания, содержание соли, кислотность и т.д., то люциферазы разных животных свертываются при разных температурах в зависимости от этих условий. Некоторые из наиболее достоверных наблюдений за этими критическими температурами собраны в [Таблице 14](#).

Таблица 14

Температурные пределы свечения для светящихся организмов

Организм	Автор и дата	Минимум	Оптимальный	Максимум
<i>Pseudomonas javanica</i>	Эйкман, 1892	-20°	25-33°	45°
Бактерия фосфоресцирующая	Lehmann, 1889	-12°	...	39.5°
Бактерия фосфористая	Молиш, 1904, книга	-5°	16-18°	28°
Легкие бактерии	Тарханов, 1902	-7°	15-25°	37°

Легкие бактерии	Харви, Э. Н., 1913	-11.5	15-20°	38°
Мицелий X	Молиш, 1904	...	15-25°	36°
Лампириды	Макэр, 1821	-10	33°	46-50°
Пирофорус ночной	Дюбуа, 1886	...	20-25°	47°
Фоторис пенсильванский	Лунд, 1911	...	...	50°
Луциола виноградная	Харви, Э. Б., 1915	<0°	...	42°
<i>Cypridina hilgendorffii</i>	Харви, Э. Н., 1915	<0°	...	52-54°
Циклопина изящная	Лунд, 1911	...	...	50°
Филирроя буцефалум	Панчери, 1872	44°	...	61°
Пиросома	Панчери, 1872	<0°	...	60°
Мнемиопсис Лейди	Петерс, 1905	9°	21°	37°
<i>Noctiluca miliaris</i>	Четверостишия, 1850	1°	...	40°
<i>Noctiluca miliaris</i>	Харви, Э. Б., 1917	<0°	...	48°
<i>Cavernularia haberi</i>	Харви, Э. Н., 1915	<0°	...	52°
Ватасения сцинтилланс	Седзи, Р., 1919	...	16-31°	49°

Таким образом, мы пришли к выводу, что интенсивность люминесценции зависит от скорости окисления люциферина и что при снижении скорости реакции изменяется спектральный состав света. Максимальный уровень излучения смещается в сторону желтого. Я полагаю, однако, что *укипридина* также интенсивность люминесценции зависит не только от скорости реакции, но и от конкретного способа окисления люциферина. *Cypridina* люциферин будет люминесцировать только в присутствии *Cypridina* люциферазы, и свет не может быть получен от *Cypridina* luciferin и множества различных окислителей (с H_2O_2), которые способны окислять пирогаллол. Люциферин также самопроизвольно окисляется на воздухе, но при этом не образуется свет. Легко показать, что это спонтанное окисление может происходить гораздо быстрее, чем окисление люциферазой, и все же свет появляется только в присутствии последней. Если концентрированный раствор люциферина держать вблизи точки кипения, он полностью окислится до оксилюциферина за четыре-пять минут. Свет не появляется, если через него пропускается воздух или даже чистый кислород. Тот же раствор, выдержанный при температуре 20 ° с с небольшим количеством люциферазы, будет непрерывно люминесцировать и не полностью окислится до оксилюциферина в течение получаса. Однако мы можем заставить люциферин окисляться при 20 ° с так же быстро, добавляя концентрированную люциферазу, как это происходит с люциферином вблизи точки кипения без люциферазы. В первом случае получается яркий свет, во втором - его нет. Оксилюциферин, образующийся в результате самопроизвольного окисления люциферина, по-видимому, такой же, как образующийся при наличии люциферазы. И то, и другое при восстановлении снова дает люциферин. Возможно, реакция протекает в две стадии, аналогичные тем, которые, как предполагается, происходят при других действиях ферментов:

люциферин + люцифераза = люциферинлюцифераза

люциферинлюцифераза + O (или минус H_2) = оксилюциферин + люцифераза.

Тогда мы можем предположить в качестве предварительной гипотезы, что люминесценция возникает только при окислении (добавлении О или удалении Н) соединения люциферинлюциферазы.

Мы только что видели, что эффект охлаждения *экстракта Cypridina*, содержащего люциферин и люциферазу и люминесцирующего голубоватым светом, заключается в уменьшении интенсивности и изменении оттенка в сторону желтого. Скорость окисления должна быть снижена, и при той же концентрации люциферазы пониженная скорость означает больше света с большей длиной волны. Очень поучительный эксперимент по цвету света можно провести с животными, имеющими разный цвет освещения и настолько тесно связанными, что их люциферины и люциферазы будут взаимодействовать друг с другом. Такой случай представляют американские светлячки, *Photinus* и *Photuris*. *Photinus* излучает оранжевый свет, в то время как *Photuris* излучает зеленовато-желтый свет. Разница в цвете особенно заметна, когда светящиеся органы двух форм измельчают в отдельных ступках. Как показал Кобленц, разница в цвете реальна, спектр *Photinus* простирается дальше в красную область, чем у *Photuris* (см. [рис. 8](#)). Мы можем легко приготовить люциферин и люциферазу из двух светлячков и приготовить следующие смеси:

Photinus люциферин × *Photinus* люцифераза = красноватый свет.

Photinus люциферин × *Photuris* люцифераза = желтоватый свет.

Photuris люциферин × *Photuris* люцифераза = желтоватый свет.

Photuris люциферин × *Photinus* люцифераза = красноватый свет.

Таким образом, цвет света в этих "крестиках" характерен для животного, поставляющего люциферазу. Чтобы привести этот факт в соответствие с тем, что мы уже сказали относительно скорости реакции и люминесценции, мы должны полагать, что *Photinus* люцифераза окисляется медленнее, чем *Photuris* люцифераза. В этой связи интересно напомнить, что свет, *испускаемый насекомым Photuris*, становится красноватым при высоких температурах или если насекомое погрузить в спирт, и то, и другое приводит к частичной коагуляции люциферазы и уменьшению ее активной массы.....

БИБЛИОГРАФИЯ

Некоторые из огромного количества работ по люминесценции включены в приведенный ниже список. Предпринята попытка перечислить только те, которые имеют дело со структурой, химией или физиологией светящихся животных и физической природой их света, а также небольшое количество материалов, представляющих общий интерес. На первом месте стоят более полные работы по свету и люминесценции, за ними следуют оригинальные статьи. Имена авторов расположены в алфавитном порядке, их статьи - в хронологическом порядке. Довольно полный список литературы, охватывающей всю область биолюминесценции, приведен Мангольдом в 1910 году. В статье Дюбуа 1913 года приводится библиография его собственных работ на сегодняшний день, так что ниже приведены только те статьи, на которые даны специальные ссылки.

КНИГИ И ОБЩИЕ ТРУДЫ

Becquerel, E.: 1867, La Lumière.

Дальгрен, У.: 1915, Производство света животными. *Jour. Институт Франклина.*, тома. 180 на сегодняшний день.

Dubois, R.: 1914, La Vie et La Lumière. Алькан, Париж.

Gadean de Kerville, H.: 1890, Les Vegetaux et les Animaux Lumineux. Париж.

Харви, Э. Н.: 1917, Химия производства света в светящихся организмах. Институт Карнеги, Вашингтон, Публ. № 251, стр. 171-234.

Heinrich, Pl.: 1811-1820, Die Phosphorescenz der Körper, etc. Nürnberg.

Хьюстоун, Р. А., 1915, Трактат о свете. Лондон.

Kayser, H.: 1908, Handbuch der Spectroscopie. Тома. ii и iv. Leipzig.

Mangold, E.: 1910, Die Produktion von Licht. Hans Winterstein's Handbuch der vergleichende Physiologie, vol. iii, вторая половина, стр. 225-392. Jena.

Molish, H.: 1904 and 1912, Leuchtende Pflanzen. Eine physiologische Studie. Jena.

Наттинг, П. Г.: 1912, Очерки прикладной оптики. Филадельфия.

Фипсон, Т. Л., 1870, Фосфоресценция. Л. Рив и Ко. Лондон. 210 страниц.

Шепард, С.Э., 1914, фотохимия. Лонгманс, Грин и Ко.

Оригинальные документы

Abegg, R., and Auerbach, F.: 1907, Handbuch der anorganischen Chemie. Leipzig, vol. iii, часть 3, стр. 376.

Агассис, А.: 1874, Эмбриология гребневиков. *Мет. Ам. Ас. Искусство и наука*, х, стр. 371.

Оллман, Г. И., 1862, Заметка о фосфоресценции Бероз. *Прок. Рой. Соч. Эдинб.*, iv, 518.

Aubert et Dubois, R.: 1884, Sur les propriétés de la lumière des pyrophores. *Сост. рэнд. Акад. де Ск.*, том xcix, стр. 477.

Bach, A.: 1911-1913, Zur Kenntniss der Reduktionsfermente. *Биохимия. Zeit*, xxxi, 443; xxxiii, 282; xxxviii, 154; lii, 412-422.

Бейкер, Дж.: 1743-1753, Микроскоп упростил работу микроскопа.

Ballner, F.: 1907, Ueber das Verhalten von Leuchtbakterien bei der Einwirkung von Agglutinationsserum und anæsthesierenden chemischen Agentien, etc. *Центральный банк Англии*, 2 абз., xix, 572.

Бэнкрофт, У. Д.: 1913, Химическое производство света. *Journ. Фрэнк. Инст.*, clxxv, 129.

- Бэнкрофт, У. Д., и Вайзер, Х. Б.: 1914-1915, Реакции пламени, I, II, III, IV. *Jour. Физ. Хим.*, xviii, 213, 281, 762; xix, 310.
- Bandrowski, E.: 1894-1895, Ueber Lichterscheinungen während der Krystallisation. *Zeit. Физ. Хим.*, xv, 323-326; xvii, 234-244.
- Баркрофт Дж. и Хилл А. В.: 1910, Природа оксигемоглобина с указанием его молекулярной массы. *Journ. Физиол.*, xxix, стр. 411-429.
- Барнард, Дж. Э.: 1902, Светящиеся бактерии. *Природа*, т. lxv, стр. 536.
- Beijerinck, M. W.: 1889a, Le photobacterium luminosum, bactérie lumineuse de la mer du nord. *Арка. Néerlandaises*, Т. 23, p. 104.
- Beijerinck, M. W.: 1889b, L'auxanographie ou la méthode de l'hydrodiffusion dans la gelatine appliquée aux recherches microbiologique. *Арка. Néerlandaises*, vol. xxiii, стр. 367.
- Beijerinck, M. W.: 1889c, Les Bactéries lumineuses dans leur rapports avec l'oxygène. *Арка. Néerlandaises*, Т. 23, p. 416.
- Beijerinck, M. W.: 1891, Sur l'aliment photogène et l'aliment plastique des bactéries lumineuses. *Арка. Néerlandaises*, Т. 24, pp. 369-442.
- Бейеринк, М. В.: 1902, Фотобактерии как реактивное вещество при исследовании функции хлорофилла. *Труды Секции естественных наук, Конинкл. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam*, vol. iv, стр. 45.
- Beijerinck, M. W.: 1915, Die Leucht bacterien der Nordsee im August und September. *Folia microbiologica*, IV.
- Бланшетьер: 1913, Окисление и люминесценция. *C. R. Ac. Sc.*, clvii, 118.
- Bongardt, J.: 1903, Beiträge zur Kenntnis der Leuchtorgane einheimischer Lampyriden. *Ztsch. f. wiss. Зоол.*, Bd. 75, стр. 1-45.
- Бойл, Р.: 1667, *Филология. Пер. Сокращенный Рой. Соч.*, 5-е изд., т. ii (1722), стр. 206, и iii (1749), стр. 646.
- Brauer, A.: 1904, Ueber die Knochenfische. *Verhandl. Deutsch. Зоол. Гэс.*, том xiv, стр. 16-35.
- Brauer, A.: 1906, Die Tiefseefische. I. Systematischer Teil. II. Anatomischer Teil. *Мудрый. Ergeb. der Valdivia-Exped.* Jena.
- Каррадори, Б.: 1798, Эксперименты и наблюдения за фосфоресценцией люциолы итальянской. *Ann. d. Chemie*, xxiv, pp. 96-101; *Philos. Журнал*, ii, стр. 77-80.
- Carus: 1864, Expériences sur la matière phosphorescente de la Lampyrus italica et action d'eau pour rendre à la matière desséchée cette phosphorescence. *C. R. Ac. Sc.*, lix, pp. 607-608.
- Centnerszwer, M.: 1898, Ueber den Katalytischen Einfluss verschiedener Gase und Dämpfe auf die Oxydation des Phosphors. *Z. Physik. Хим.*, 26, с. 1-46.

Chun, C.: 1893, Leuchtorgan und Facettenauge. Ein Beitrag zur Theorie des Sehens in grossen Meerstiefen. *Бюл. Ctbl.*, Bd. xiii, стр. 544-571.

Чун, К.: 1896, Атлантида. Biologische Studien über pelagische Organismen, Chap. VI. Die Leuchtorgane der Euphausidén. *Библиотека. Зоол.*, вып. vii, Н. 19, стр. 196-212.

Chun, C.: 1903, Ueber Leuchtorgane und Augen von Tiefsee-Cephalopoden. *Verhandl. Dtsch. Зоол. Гэс.*, стр. 67-91.

Coblentz, W. W.: 1909, Notiz über eine der Feuerfliege herrührende fluorenzierende Substanz. *Physik Zeit.*, x, pp. 955-956.

Кобленц, У. В.: 1912, Физическое исследование Светлячка. *Публикация № 164, Институт Карнеги, Вашингтон, Округ Колумбия*

Кобленц, У. У. и Эмерсон, У. Б.: 1917, Относительная чувствительность обычного глаза к свету разных цветов и некоторые практические приложения к проблемам излучения. *Бур. Стандарты, наука. Документ № 303.*

Конрой, Дж.: 1882, Спектр света, излучаемого светлячком. *Природа*, том. xxvi, стр. 319.

Delepine, W. L.: 1910, Sur quelques composés organiques spontanément oxydables avec phosphorescence. *C. R. Ac. Sc.*, vol. cl, стр. 876-878.

Dubois, R.: 1885, Fonction photogénique des Pyrophores. *C. R. Soc. Биология.*, том. xxxvii, 559-562.

Dubois, R.: 1886, Les Elatérides Lumineux. *Бык. Соц. Зоол. де Франс*, том xi, стр. 1-275.

Dubois, R.: 1887a, De la fonction photogénique chez le Pholas dactylus. *C. R. Ac. Sc.*, vol. cv, p. 690.

Dubois, R.: 1887b, Note sur la Fonction Photogenique chez les Pholades. *C. R. Soc. Биол.*, с. 564-567.

Dubois, R.: 1892, Anatomie et Physiologie Comparées de la Pholade Dactyle. *Ann. d. Univ. Lyon*, vol. ii, стр. 1-155.

Dubois, R.: 1893, Sur le mécanisme de production de la lumière chez Orya barbarica d'Algerie. *C. R. Ac. Sc.*, Paris, July 17th.

Dubois, R.: 1896, Nouvelles Recherches sur la Production de la Lumière par les êtres vivants. *C. R. Soc. Биология.*, том. xlviii, стр. 995.

Dubois, R.: 1901a, Nouvelles recherches sur la Biophotogénèse. *C. R. Soc. Биология.*, том. liii, стр. 702.

Дюбуа, Р.: 1901b, Определение люминесценции для некоторых органических процессов. *C. R. Ac. Sc.*, том. cxxxii, стр. 431.

Dubois, R.: 1907, Mécanisme Intime de la Formation de la Luciferine; analogies et homologues des organs de Poli et la glande hypobranchiale des Molluscs Purpurigenes. *C. R. Soc. Биология.*, том. lxii, стр. 850.

Dubois, R.: 1913, Mécanisme Intime de la Production de la lumière chez les Organismes Vivants. *Энн. Сок. Linn. de Lyons*, vol. lx, стр. 81-97.

Dubois, R.: 1914a, De la Place Occupée par la Biophotogénèse dans la Series des Phénomènes Lumineux. *Энн. Сок. Linn. de Lyons*, vol. lxi, стр. 247-256.

Dubois, R.: 1914b, Examen Critique de la Question de la Biophotogénèse. *Энн. Сок. Linn. de Lyons*, vol. lxi, стр. 257-265.

Dubois, R.: 1916, Sur l'Anatomie de la glande Photogène de Pholas dactylus. *Энн. Сок. Linn. de Lyons*, vol. lxiii, стр. 9-13.

Dubois, R.: 1917a, A propos de Quelques Recherches Recentes de M. Newton Harvey sur la Biophotogénèse et du Rôle Important de la Preluciferine. *C. R. Soc. Биология.*, 22 декабря

Dubois, R.: 1917b, Etude Critique de Quelques Travaux Resents Relatif à la Biophotogénèse. *Энн. Сок. Linn. de Lyons*, vol. lxiv, стр. 65-118.

Dubois, R.: 1918a, Sur la Synthèse de la Luciferine. *C. R. Ac. Sc.*, vol. clxvi, стр. 578.

Dubois, R.: 1918b, Nouvelles Recherches sur la Biophotogénèse. Synthèse Naturelle de la Luciferine. *C. R. Soc. Биол.*, вып. lxxxi, стр. 317.

Dubois, R.: 1918c, Sur la Lumière Physiologique (Nouvelle reponse a M. Newton Harvey). *C. R. Soc. de Biol.*, vol. lxxxi, стр. 484.

Дюбуа Р.: 1919а, в, Симбиоты, вакуолиды, митохондрии и лейциты. *C. R. Soc. Биология.*, том. lxxxii, 10 мая и 26 июля.

Dubois, R.: 1919c, Reversibilité de la fonction photogénique par l'hydrogénase de la pholade dactyle. *C. R. Soc. Биология.*, том. lxxxii, стр. 840.

Dubois, R., et Regard, P.: 1884, Note sur l'action des hautes pressions sur la fonction photogénique du Lampyre. *C. R. Soc. Биология.*, том. xxxvi, стр. 675-676.

Ehrenberg, C. G.: 1831, Ueber einen neuen, das Leuchten der Ostsee bedingenden, lebenden Körper. *Поггендорф Энн, доктор физ.-мат. наук. und Chem.*, Bd., vol. xxiii, стр. 147.

Ehrenberg, C. G.: 1834, Das Leuchten des Meers. *Abhandl. d. Kgl. Akad. d. Wiss. Берлин*, стр. 411-572.

Ehrenberg, C. G.: 1859, Ueber das Leuchten und ueber neue microscopische Leuchthiere des Mittelmeeres. *Monatsber. d. Berliner Akad.*, pp. 727-791.

Эйкман, С.: 1892, *Генескундиг Тидшриффт против Нед. Ind.*, Deel, 32 Abl. 4, стр. 109.

Элиот, К.: 1907-1915, Заметки о коллекции голожаберных из Красного моря. *Journ. Linn. Soc. Лондон*, том. xxxi, стр. 102.

Emery, C.: 1884, Untersuchungen ueber *Luciola italica* L. *Ztschr. f. Wiss. Зоол.*, Bd. xl, стр. 338-355.

Emmerling, O.: 1909, Hydrolyse der Meerleuchtinfusorien der Nordsee (*Noctiluca miliaris*). *Биохимия. Зм.*, том xviii, стр. 372-374.

Эндерс, Х. Э.: 1909, Исследование истории жизни и привычек *Chætopterus variopedatus*, Ренье и Клапаред. *Journ. Морф.*, том xx, стр. 479-532.

- Ewan, T.: 1895, Ueber die Oxydationsgeschwindigkeit von Phosphor, Schwefel und Aldehyde. *Zeit. physik. Хим.*, том xvi, стр. 315-343.
- Exner, S.: 1903, Einige Beobachtungen ueber die durch Radiumstrahlen in den tierischen Geweben erzeugte Phosphoreszenz. *Ctbl. f. Физиология.*, Bd. xvii, стр. 177-179.
- Fabre, J. H.: 1855, Recherches sur la Cause de la Phosphorescence d'Agaric de L'Olivier. *Ann. d. Sc. Nat.*, 4 сер., вып. iv, стр. 179.
- Фарриг Э.: 1890, Фосфоресценция, возникающая при первом контакте озона с определенными жидкостями. *Химия. Новости*, том. lxii, стр. 39-40.
- Falger, F.: 1908, Untersuchungen ueber das Leuchten von Acholoë astericola. *Бюл. Ctbl.*, Bd. xxviii, стр. 641-649.
- Fischer, B.: 1888a, Ueber einen neuen lichtentwickelenden Spaltpilz. *Ctbl. f. Bakt.*, Bd. iii, стр. 105 и 137.
- Fischer, B.: 1888b, Bacterium Wachstum bei 0°. *Ctbl. f. Bakt.*, Bd. iv, стр. 89.
- Förster, J.: 1887, Ueber einige Eigenschaften leuchtender Bakterien. *Ctbl. f. Bakt.*, Bd. ii, стр. 339.
- Förster, J.: 1892, Ueber die Entwicklung von Bakterien bei niederer Temperatur. *Центральный банк. ф. Бак.*, том xii, стр. 431-436.
- Förster, J.: 1914, Ueber die Leuctorgane und das Nervensystem von Pholas dactylus. *Zeit. f. wiss. Зоол.*, вып. cix, стр. 349-393.
- Форсайт, Р. У.: 1910, Спектр бактериальной светимости. *Природа*, том. lxxxiii, стр. 7.
- Франкленд, П.: 1898, Действие бактерий на фотопластинку. *Ctbl. f. Bakt.*, 1-е издание. Bd. xxiv, стр. 609-612.
- Friedberger, E., and Doepner, H.: 1907, Ueber den Einfluss von Schimmelpilzen auf die Lichtintensität in Leuchtbakterienkulturen, etc. *Центральный федеральный университет*, 1-е издание, xliii, стр. 1.
- Друг, Х.: 1893, Светящийся дождевой червь. *Природа*, том. xlvii, стр. 462.
- Fuchs, S.: 1891, Einige Versuche an der Leuchtorganen von Elater noctilucus. *Центральный научный центр физиологии*, том v, стр. 321-325.
- Гэллоуэй и Уэлч: 1911, Исследования фосфоресцирующей кольчатой черви бермудских островов, *Odontosyllis enopla*, Веррелл. *Пер. Амер. Микро. Соч.*, том XXX, стр. 13-39.
- Geipel, E.: 1915, Beiträge zur Anatomie der Leuchtorgane tropischer Käfer. *Zeit. Buss. Зоол.*, том. cxii, стр. 239-290.
- Gernez, D.: 1905, Triboluminescence des composés Métalliques. *C. R. Ac. Sc.*, vol. cxi, стр. 1134, 1234, 1337.
- Giard, A.: 1890, Nouvelles recherches sur les bacteries lumineuses pathogènes. *Сосм. rend. соч. Биология.*, Т. xlii, с. 188-191.

- Giard, A., and Billet, A.: 1889, Observations sur la Maladie phosphorescente des Talitres et Autres Crustaces. *Комп. rend. сок. Биол.*, т. 1, Сер. 9, с. 593.
- Гибсон К. С. и МакНиколас Х. Дж.: 1919, Ультрафиолетовое и видимое пропускание защитных очков. *Бюро стандартов. Технологии. Документы № 119*.
- Giesbrecht, W.: 1895, Ueber das Leuchten der pelagischen Copepoden und das tierische Leuchten im allgemeinen. *Mitteil. d. Zool. Святой Неаполь*, Bd. xi, стр. 648-694.
- Giesbrecht, W.: 1896, Ueber den Stiz der Lichtentwicklung in den Photosphären der Euphausiiden. *Зоол. Anz.*, Bd. xix, стр. 486-490.
- Госс, В. С.: 1917, Получение света при низких температурах путем катализа гидрозолями металлов и оксидов металлов. *Journ. Биология. Химия.*, том. xxxi, стр. 271-279.
- Greif, R.: 1882, Ueber die rosettenförmigen Leuchtorgane der Tomopteriden und zwei neue Arten von Tomopteris. *Зоол. Anz.*, Bd. v, стр. 384-387.
- Грин, К. У.: 1899, Фосфоресцирующие органы у рыбы-жабы, *Porichthys natatus*, Жирар. *Jour. о морфе.*, том xv, стр. 667-684.
- Guinchant: 1905, Sur la triboluminescence de l'acide arsenieux. *C. R. Ac. Sc.*, том. cxl, стр. 1170.
- Handrick, K.: 1901, Zur Kenntnis des Nervensystems und der Leuchtorgane von *Argyrolepiscus hemigymnus*. *Зоология*, Bd. xiii, Стр. 32, стр. 1-68.
- Hankel, W.: 1862, Notiz ueber Phosphorisches Leuchten des Fleisches. *Доктор физико-химических наук.*, Bd. cxv, стр. 62.
- Хансен Х. Дж.: 1903, О ракообразных родов *Petalidium* и *Sergestes* из "Челленджера", с описанием светящихся органов у *Sergestes challengerii* n. Sp. *Proc. Зоол. Соч.*, Лондон, 1903, т. i, стр. 52-77.
- Харви, Э. Б.: 1917, Физиологическое исследование удельного веса и люминесценции у *Noctiluca*, с особым упором на анестезию. *Публикация. № 251, журнал. Инст., Вашингтон.*, стр. 235-253.
- Харви, Э. Н.: 1913, Температурные пределы фосфоресценции светящихся бактерий. *Биол. Булла.*, том. ii, стр. 456-457.
- Харви, Э. Н.: 1914, О химической природе светящегося материала светлячка. *Science N. S.*, vol. xl, стр. 33-34.
- Харви, Э. Н.: 1915a, Эксперименты по изучению природы фотогеничного вещества в Светлячке. *Журнал. Am. Chem. Soc.*, том. xxxvii, стр. 396-401.
- Харви, Э. Н.: 1915b, Исследования производства света светящимися бактериями. *Am. Jour. Физиол.*, том. xxxvii, стр. 230-240.
- Харви, Э. Н.: 1915c, Влияние определенных органических и неорганических веществ на выработку света светящимися бактериями. *Биол. Булл.*, том xxix, стр. 308-312.

Харви, Э. Н.: 1916a, Механизм выработки света у животных. *Science N. S.*, том. xlv, стр. 208-209.

Харви, Э. Н.: 1916b, Исследования биолюминесценции. II. О присутствии люциферина в светящихся бактериях. *Am. Jour. Физиология.*, том. xli, стр. 449-454.

Харви, Э. Н.: 1916c, Исследования биолюминесценции. III. О производстве света определенными веществами в присутствии оксидаз. *Am. Jour. Физиология.*, том. xli, стр. 454-464.

Харви, Э. Н.: 1916d, Светопродуцирующие вещества, фотогенин и фотофелеин светящихся животных. *Science N. S.*, том. xlv, стр. 652-654.

Харви, Э. Н.: 1917a, Исследования биолюминесценции. IV. Химия образования света у японского остракодового ракообразного *Cypridina hilgendorffii*, Мюллер. *Амер. Jour. Физиол.*, вып. xlii, стр. 318-341.

Харви, Э. Н.: 1917b, V. Химия производства света светлячком, Изд., стр. 342-348.

Харви, Э. Н.: 1917c, VI. Выработка света у японского пеннатулида, *Cavernularia haberi*, Id., стр. 349-358.

Харви, Э. Н.: 1917d, Какое Вещество является Источником света в Светлячке? *Science N. S.*, том. xlv, стр. 241-243.

Харви, Э. Н.: 1917e, Исследования биолюминесценции. VIII. Механизм образования света при окислении пирогаллола. *Jour. Биология. Химия.*, том. xxxi, стр. 311-336.

Харви, Э. Н.: 1918, Исследования биолюминесценции. VII. Обратимость фотогенной реакции у *Cypridina*. *Jour. Gen. Физиол.*, том i, стр. 133-145.

Харви, Э. Н.: 1919a, Исследования биолюминесценции. IX. Химическая природа *Cypridina Luciferin* и *Cypridina Luciferase*. *Jour. Gen. Физиол.*, том i, стр. 269-293.

Харви, Э. Н.: 1919b, Исследования биолюминесценции. X. Образование диоксида углерода при люминесценции *Cypridina Luciferin*. *Jour. Gen. Физиол.*, том ii, стр. 133-135.

Харви, Э. Н.: 1919c, XI. Выделение тепла при люминесценции *Cypridina Luciferin*. *Изд.*, том ii, стр. 137-143.

Харви, Э. Н.: 1920, Исследования биолюминесценции, XII. *Id.*, ii, 207-213.

Heinemann, C.: 1872, Untersuchungen ueber die Leuchtorgane der bei Vera-Cruz vorkommenden Leuchtkäfer. *Арх. ф. микр. Анат.*, Bd. viii, стр. 461-471.

Heinemann, C.: 1873, Aschenanalyse von Leuchtorganen mexikanischer Cucujos. *Pflüger's Arch.*, Bd. vii, pp. 365-367.

Heinemann, C.: 1886, Zur Anatomie und Physiologie der Leuchtorgane mexikanischer Cucujos. *Archiv f. Mikr. Anat.*, Bd. xxvii, стр. 296-382.

Heller, J. Florian: 1853 u. 1854, Ueber das Leuchten im Pflanzen-und Tierreiche. *Арх. ф. Физиол. u. Патол. Chem. u. Mikrosk., mit bes. Rücksicht auf med. Diagnost. u. Therapie Wien.*, N. F., Bd. vi, pp. 44, 81, 121, 161, 201, 241.

Henneberg, W.: 1899, Leucht bacterien als Krankheitserreger bei Schwammücken. *Центральное издательство Бакт.*, 1-е издание xxv, стр. 649-650.

Хойл, У. Ф.: 1902, Светящиеся органы Ptergioteuthis margaritifera, средиземноморского головоногого моллюска. *Манчестерская памятка.*, том. xlv, № 16.

Халм, Н.: 1800, Эксперименты и наблюдения за светом, который самопроизвольно испускается с некоторой степенью постоянства различными телами. *Фил. Пер. Рой. Соч.*, стр. 161-187.

Хайд, Э. П., Форсайт, У. Э. и Кэди, Ф.Э.: 1918, Видимость излучения. *Астрофиз. Journ.*, vol. xlviii, стр. 65-88.

Хайд, Э. П., Форсайт, У. Э. и Кэди, Ф.Э.: 1919, Новое экспериментальное определение яркости черного тела и механического эквивалента света. *Физическое обозрение*, том. xii, стр. 45-58.

Ishikawa, C.: 1913, Einige Bemerkungen ueber den leuchtenden Tintenfisch, Watasenia Nov. Gen. (Abraliopsis der Autoren) scintillans, Berry, aus Japan. *Зоол. Anz.*, 1913, т. xliii, стр. 162-172.

Issatschenko, B.: 1903, Quelques expériences avec la lumière bactérienne. *Ctbl. f. Bakt.*, Abt. 2, Bd. x, стр. 497-499.

Issatschenko, B.: 1907, Zur Erforschung des Bakterienlichtes. *Центрб. ф. Бакт.*, Bd. xix, стр. 116-117.

Issatschenko, B.: 1911, Erforschung des bakterielle Leuchten des Chironomus (Diptera). *Бык. д. джард. имп. ботан. Санкт-Петербург*, том xi, с. 42.

Айвз, его превосходительство: 1910, Дальнейшие исследования светлячка. *Физическое издание*, том. xxxi, стр. 637-651.

Айвз, его превосходительство: 1915, Общая светоотдача современных источников освещения. *Физическое издание*, серия 2, том v, стр. 390.

Айвз, Х.Э., и Кобленц, В. В.: 1910, Светоотдача светлячка. *Бул. Бур. Stand., Wash., D. C.*, том. vi, стр. 321-336.

Айвз, Х. Э., и Лакиш, М.: 1911, Влияние красного и инфракрасного излучения на затухание фосфоресценции в сульфиде цинка. *Астрофиз. Journ.*, vol. xxxiv, стр. 173-196.

Johann, L.: 1899, Ueber eigentümliche epitheliale Gebilde (Leuchtorgane) bei Spinax niger. *Ztschr. f. wiss Zool.*, Bd. lxvi, pp. 136-160.

Joubin, L.: Note sur l'appareil photogène d'un cephalopode (Histiotteuthis Rupelii). *Компт. rend. соц. Биол.*, 1893, с. 142-146.

Jourdan, Et.: 1885, Structure des élytres de quelques Polynoës. *Зоол. Anz.*, Bd. viii, стр. 128-134.

Jourdan, Et.: 1887, Structure histologique des téguments et des appendices sensitifs de l'Hermione hystérie et du Polynoë Grubiana. *Арх. Зоол. Опыт.*, 1887, 2-я серия, Т. v, стр. 91-122.

Jousset, de Bellesme: 1880, Recherches expérimentales sur la phosphorescence du lampyre. *Jour. de l'anat. et de la Physiol.*, Т. xvi, pp. 121-169.

Кастл, Дж. Х. и Макдермотт, Ф. А.: 1910, Некоторые наблюдения за излучением света светлячком. *Амер. Jour. Физиол.*, том. xxvii, стр. 122-151.

Katz, O.: 1891, Zur Kenntnis der Leuchtbackterien. *Центральный банк. Бак.*, стр. 9, 157, 199, 229, 258, 311, 343.

Кемп, С.: 1910, Заметки о фотофорах десятиногих ракообразных. *Труды. Зоол. Соч., Лондон*, стр. 639-651.

Кнаб, Ф.: 1909, Светящиеся термитники. *Наука*, том XXX, стр. 574-575.

Kölliker, A. V.: 1858, Ueber die Leuchtorgane von Lampyriden. *Verh. d. Phys. Med. Ges., Würzburg*, Bd. viii, pp. 217-224.

Kölliker, A. V.: 1859, Ueber die Leuchtorgane der amerikanischen Pyrophorus-Arten. *Verh. d. Phys. Med. Ges., Stiz. ber., Würzburg*, Bd. ix, p. 28.

Krunkenberg, F. C. W.: 1887, Neue Tatsachen für eine vergleichende Physiologie der Phosphoreszenzerscheinungen bei Tieren und bei Pflanzen. *Vergl. Физиол. Studien, Heidelberg*, II Reihe, 4th Abt., pp. 77-142.

Kutscher, F.: 1897, Zur Physiologie der Phosphoreszenz. *Змщр. ф. Физиол. Хим.*, 1897, Bd. xxiii, стр. 109-113.

Kutscher, F.: 1909, Die Leuchtorgane von Archoloë astericola. *Ztschr. f. wiss. Зоол.*, Bd. xcii, стр. 75-102.

Лэнгли, С. П., и Very, Ф. В.: 1890, О самой дешевой форме света из исследований обсерватории Аллегейни. *Амер. Журнал SC.*, 3-я серия, том. xl, стр. 97. Также Smiths. Miscell. Coll., xli, 1901.

Лэнгли, С. П.: 1902, *Энн. Астрофиз. Обс.*, том. ii, стр. 5.

Ланкестер, Э. Рэй: 1867, Предварительное уведомление о некоторых наблюдениях с помощью спектроскопа за веществами животного происхождения. *Jour. из Анат. и физиология.*, том ii, стр. 116.

Lehmann, K. B.: 1889, Studien ueber Bacterium phosphorescens, Fischer. *Ctbl. f. Bakt.*, Bd. v, стр. 785.

Lenard, P., and Wolf, M.: 1888, Lumineszenz der Pyrogallussaure. *Ann. Физико-химический.*, 1888, N. F. xxxiv, стр. 918-925.

Lendenfeld, R.: 1887, Die Leuchtorgane der Fische. *Биол. Ctbl.*, Bd. vii, стр. 609-621.

Linnemann, E.: 1858, Phosphoreszenz des Kaliums und Natriums. *J. f. Prac. Хим.*, вып. lxxv, стр. 128.

Lode, A.: 1904, Versuche, die optische Lichtintensität bei Leuchtbackterien zu bestimmen. *Ctbl. f. Bakt.*, I Abt., ориг., Bd. xxxv, стр. 524-527.

Lode, A.: 1908, Experimente mit Leuchtbackterien. Ссылаться. *Центральный банк. f. Bakt.*, 2-е издание, том. xxii, стр. 421.

Ludwig, F.: 1874, Ueber die Phosphoreszenz der Pilze und des Holzes. *Дуцс. Göttingen*, 30 pages.

Ludwig, F.: 1884, Ueber die Spektroskopische Untersuchung photogener Pilze. *Zeit. wiss. Mikr.*, том i, с. 181-190.

Ludwig, F.: 1887, Die bisherigen Untersuchungen ueber photogene Bakterien. *Центральный банк. f. Bakt.*, том ii, стр. 372 и 401.

Ludwig, F.: 1901, Phosphorezierende Tausendfüßler und die Lichtfäule des Holzes. *Центральный банк. f. Bakt.*, Abt. II., Bd. vii, стр. 270-274.

Лунд, Э. Дж.: 1911, О строении, физиологии и использовании фотогеничных органов, с особым упором на лампириды. *Journ. Изд. Зоол.*, том xi, с. 415-467.

Macaire, J.: 1821, Mémoire sur la phosphorescence des Lampyres. *Ann. d. Chimie et Phy.*, Т. xvii, pp. 151-167.

Macaire, J.: 1822, Ueber die Phosphorescenz der Leuchtkäfer. *Летопись Гилберта. Доктор физиологии.*, Т. lxx, стр. 265-280.

Макэр, Дж.: 1822, О фосфоресценции светящихся насекомых. *Ежеквартальный журнал. Наука, литература и искусство*, том. xii, стр. 181-182.

Макартни, Дж.: 1810, Наблюдения за светящимися животными. *Философия. Transact.*, том с, стр. 258-293.

Макфейден, А.: 1900, О влиянии температуры жидкого воздуха на бактерии. *Proc. Roy. Soc., Лондон*, том. lxxvi, стр. 180.

Макфадьен, А.: 1902, О влиянии длительного действия жидкого воздуха на микроорганизмы и влиянии механического растирания при температурах жидкого воздуха на фотогенные бактерии. *Протокол. Roy. Soc.*, vol. lxxi, p. 76.

Macé: 1887, Les glandes préanales et la phosphorescence des géophiles. *Cosm. rend. soc. Biol.*, с. 37-39.

Mangold, E.: 1907a, Ueber das Leuchten der Tiefseefische. *Свод Пфлюгера.*, Bd. cxix, стр. 583-601.

Mangold, E.: 1907b, Leuchtende Schlangensterne und die Flimmerbewegung bei Ophiopsila. *Свод Пфлюгера.*, Bd. cxviii, стр. 613-640.

Massart, J.: 1893, Sur l'irritabilité des Noctiluques. *Чушьсобачья. scientifique de la France et de la Belgique*, Т. 25.

Мачта, С. О.: 1912, Поведение светлячков (*Photinus ardens?*), с особым упором на проблему ориентации. *Jour. Поведение животных*, т. ii, стр. 256-272; также *Наука*, том. xxxv, стр. 460.

Matteuci, C.: 1843, Sur la phosphorescence du lampyre d'Italie (*L. italica*). *C. R. Ac. Sc.*, vol. xvii, стр. 309-312.

Макдермотт, Ф. А.: 1910-1917, Наблюдения за излучением света американскими лампиридами. *Канада. Энтомол.*, 1910, т. xlii, с. 357-363; 1911, т. xliii, стр. 399-406; 1912, т. xliv, стр. 73; 1912, т. xlv, стр. 309; 1917, т. xlix, стр. 53-61.

- Макдермотт, Ф. А.: 1911a, Люцифересцеин, флуоресцентное вещество, присутствующее у некоторых светящихся насекомых. *Jour. Амер. Химический журнал.*, том. xxxiii, стр. 410-416.
- Макдермотт, Ф. А.: 1911b, Стабильность фотогеничного материала лампиридов и его вероятная химическая природа. *Journ. Амер. Chem. Soc.*, vol. xxxiii, стр. 1791-1796.
- Макдермотт, Ф. А. и Крейн, К. Г.: 1911c, Сравнительное исследование строения фотогеничных органов некоторых американских лампиридов. *Амер. Нац.*, том. xlv, стр. 306-313.
- Макдермотт, Ф. А.: 1911d, Некоторые наблюдения за фотогеничным микроорганизмом *Pseudomonas Lucifera*, Молиш. *Протокол. Biol. Soc., Wash.*, vol. xxiv, стр. 179-184.
- Макдермотт, Ф. А.: 1911e, Последние достижения в наших знаниях о производстве света живыми организмами. *Представитель Смитсоновского института*, стр. 345-362; также *Наука. Амер. Дополнение.*, № 1842, с. 250-251.
- Макдермотт, Ф. А., 1913, Хемилюминесцентные реакции с физиологическими веществами. *Journ. Am. Chem. Soc.*, том. xxxv, стр. 824-826.
- Макдермотт, Ф. А., 1915, Эксперименты по изучению природы фотогенных процессов у лампиридов. *Journ. Амер. Химический журнал.*, том. xxxvii, стр. 401-404.
- Маккенни, Р. Б.: 1902, Наблюдения за условиями производства света у светящихся бактерий. *Proc. Буол. соц., Wash.*, том xv, стр. 213-234.
- Макинтош, WC: 1885, Доклад о фосфоресценции морских животных. *Природа*, том. xxxii, стр. 476-481.
- Meyer, W. Th.: 1906, Ueber das Leuchtorgan der Sepiolini. *Зоол. Anz.*, Bd. xxx, стр. 388-392.
- Michaelis, G. A.: 1830, Ueber das Leuchten der Ostsee nach eigenen Beobachtungen. Hamburg.
- Молиш, X.: 1905, Светимость растений. *Ann. Представитель. Смитсоновский институт.*, стр. 351-362 (№ 1685).
- Мур Б.: 1908, Наблюдения над некоторыми организмами (a) изменений в зависимости от света и (b) суточной периодичности фосфоресценции. *Биохимический журнал.*, том iv, стр. 1-29.
- Muraoka, H.: 1896, Das Johanniskäferlicht. *Wiedemann's Ann. d. Physik.*, N. F., Bd. lix, pp. 773-781.
- Muraoka, H.: 1897, Das Johanniskäferlicht. *Journ. из Колл. науки, Университет. Япония*, том. ix, стр. 129.
- Nadson, G.: 1902, Sur la phosphorescence des Bacteries. *Rapport fait à la Soc. Микробиология, Санкт-Петербург*, 29 марта.
- Nadson, G.: 1903, Sur la phosphorescence des Bacteries. *Чушьсобачья. du jardin Imper. ботан. де Санкт-Петербург*, T. iii, с. 110-122.
- Nadson, G.: 1908, Zur Physiologie der Leuchtbacterien. *Бык. Jard. Imp. Бот. де Санкт-Петербург*, том. viii, стр. 144.

Николс, Э. Л. и Мерритт, Э.: 1912, Исследования люминесценции. *Изд. Журнал. Инст., Вашингтон.*, № 152, с. 1-223.

Наттинг, Калифорния, 1907, Теория света бездны. *Материалы. Седьмой Международный. Зоол. Конгресс, Бостон*, стр. 889-899.

Наттинг, П. Г.: 1908, Световой эквивалент излучения. *Бул. Бур. Стандарты, Вашингтон, округ Колумбия*, том v, стр. 261-039.

Наттинг, П. Г.: 1911, Видимость излучения, пересчет данных Кенига. *Бык. Бур. Стандарты, Вашингтон, округ Колумбия*, том. vii, стр. 235-243.

Осборн, Т. Б. и Уэйкман, А. Дж.: 1918, Некоторые новые составляющие молока. Новый белок, растворимый в спирте. *J. Biol. Chem.*, vol. xxxiii, стр. 243.

Осима, Х.: 1911, Некоторые наблюдения над светящимися органами рыб. *Jour. Colll. Sc., Токио*, vol. xxvii.

Otto, M.: 1896, Sur l'ozone et les phénomènes de phosphorescence. *C. R. Ac. Sc.*, vol. cxxlii, стр. 1005.

Owsjannikow, P.: 1864-1868, Zur Kenntniss der Leuchtorgane der Lampyris noctiluca. *Mem. Ac. St. Petersb.*, Ser. 2, vol. xi; также *Bull. Ac. So.*, 1864, т. viii.

Panceri, P.: 1872, Etudes sur la phosphorescence des animaux marins. *Ann. d. Sc. Nat.*, 5 Ser. Zool., T. xvi.

Панчери, П.: 1877, Светящиеся колокольчики. *Природа*, том xvi, стр. 30.

Pasteur: 1864, Sur la lumière phosphorescente des Cucujos. *Комп. разрыв. Акад. наук, Т. Ликс*, стр. 509.

Peron, F.: 1804, Mémoire sur le nouveau genre Pyrosoma. *Энн дю Мус д'ист. Nat.*, том. iv, 437-446.

Петерс, А. У.: 1905, фосфоресценции в гребневиков. *Journ. из Опыта. Зоол.*, том ii, стр. 103

Pflüger, E.: 1875a, Die Phosphoreszenz lebendiger Organismen und ihre Bedeutung für die Principien der Respiration. *Arch. f. die ges. Физиол.*, том x, стр. 275.

Pflüger, E.: 1875b, Ueber die Phosphoreszenz verwesender Organismen. *Арх. ф. д. геш. Физиол.*, Bd. xi, стр. 222-263.

Phipson, T. L.: 1860, Sur la matière phosphorescente de la raie. *Комп. rend. Acad. d. Sc.*, Т. li, стр. 541.

Phipson, T. L.: 1872, Sur la noctilucine. *C. R. Ac. Sc.*, Т. lxxv, стр. 547.

Фипсон, Т. Л., 1876, О ноктилюцине, Принципе фосфоресцирования светящихся животных. *Journ. Институт Франклина.*, том. ci, стр. 68-72.

Pierantoni, Umberto: 1918, Les microorganismes physiologiques et la luminescence des animaux. *Наука*, том. xxiii, стр. 43.

Polimanti, Oswald: 1911, Ueber das Leuchten von *Pyrosoma elegans* Les. *Zeitschrift f. Biologie.*, том. lv, стр. 505-529.

Поуп, У. Дж.: 1899, О триболоминесценции. *Природа*, том. ликс, стр. 618.

Prevost, Bénédict: 1810, Considérations sur le brillant des yeux du chat et de quelques autres animaux. *Библия. Britt. Наука и искусство*, том. xlv, стр. 196-212.

Pütter, A.: 1905, Leuchtende Organismen. *Ztschr. f. Allg. Физиол.*, Bd. v, Саммелпреферент, стр. 17-53.

Quatrefages, A. de: 1843, Note sur un nouveau mode de phosphorescence observé chez quelques Annelides et Ophiures. *Доктор физико-математических наук*, 2-я серия, Зоол., Т. xix, стр. 183-192.

Quatrefages, A. de: 1850, Observations sur les noctiluques. *Доктор физико-математических наук*, 3-я серия, Зоол., Т. xiv, стр. 226-235.

Quatrefages, A. de: 1850, Mémoire sur la phosphorescence de quelques invertébrés marins. *Ann. d. Sc. Nat.*, 3 сер., Зоол., Т. xiv, стр. 236-281.

Катрефаж, А. де, 1862, Фосфоресценция моря. *Научно-популярное издание*, том i, стр. 275-298.

Radziszewski, B.: 1877, Untersuchungen ueber Hydrobenzamid, Amarin und Lophin. *Бер. д. д. хим. Ges.*, том x, стр. 70-75 и стр. 321-322.

Radziszewski, B.: 1880, Ueber die Phosphoreszenz der organischen und organisierten Körper. *Энн Либихс.*, Bd. 203, стр. 305-336.

Radziszewski, B.: 1883, Zur Theorie der Phosphoreszenzerscheinungen. *Ber. d. d. Chem. Ges.*, vol. xvi, pp. 597-601.

Ривз, П.: 1917, Минимальное Визуально воспринимаемое излучение. *Commun. № 51, Исследовательская лаборатория. Eastman Kodak Co.*, стр. 167-174.

Reichensperger, A.: 1908, Ueber Leuchten von Schlangensterne. *Бюл. Ctbl.*, Bd, xxviii, стр. 166-169.

Reinelt, J.: 1906, Beiträge zur Kenntnis einiger Leuchtbakterien. *Центрб. ф. Бакт.*, том xv., стр. 289-300.

Reinke, J.: 1898, Ueber das Leuchten von *Ceratium tripos*. *Мудрый. Meeresunters., herausgeg. V. d. Kommiss. z. wiss. Unters. d. deutsch. Meeres. в Кильском университете биологии. Station auf Helgoland*, N. F., Bd. iii, Abt. Киль, стр. 37.

Richter, O.: 1906, Chlorophyllbildung im Bakterienlichte. *Sitz. ber. d. k. k. Akad. d. Wiss. Wien. Математика. нац. Кл.*, Bd. 115, i, стр. 298.

Robin, Ch. et Laboulbene, A.: 1873, Sur les organes phosphorescents thoraciques et abdominaux du *Cocuyo de Cuba* (*Pyrophorus noctilucus*, L.). *Compt. rend. Академия наук Парижа*, Т. lxxvii, стр. 511-517.

Рассел, У. Дж.: 1897, О действии определенных металлов и других веществ на фотопластинку. *Протокол. Соч.*, том. lxi, стр. 424-433.

Рассел, Э. Дж.: 1903, Реакция между фосфором и кислородом, Часть I. *Журнал. Химический сборник.*, том. lxxiii, стр. 1263-1284.

Сасаки, М.: 1914, Наблюдения над Хотару-икой, *Watasenia scintillans*. *Jour. Колл. Сельское хозяйство. Саппоро*, Япония, том. vi, стр. 75-105.

Scharff, E.: 1908, Ueber das Leuchten des Phosphors und einiger Phosphorverbindungen. *Zeit. physik. Химия.*, том. lxii, стр. 179-193.

Schmidt, P.: 1894, Ueber das Leuchten der Zuckmücken (Chironomidæ). *Зоол. Jahrb. Abth. Система.*, 8 Bd., стр. 58-66. Пер. С англ. in *Ann. Mag. Nat. История.*, (6), том xv, стр. 133-141.

Schultze, C. A. S.: 1886, Beobachtungen an Noctiluca. *Арх. ф. Микроск. Anat.*, Bd. ii, стр. 163.

Schultze, Max: 1865, Zur Kenntniss der Leuchtorgane von *Lampyrus splendidula*. *Арх. ф. микроск. Anat.*, Bd. i, стр. 124-137.

Schurig, W.: 1901, Biologische Experimente nebst ein Einhang Microscopische Technik. Leipzig, p. 131.

Седзи, Р.: 1919, Физиологическое исследование люминесценции *Watasenia scintillans* (ягоды). *Амер. Jour. Физиол.*, том. xlvii, стр. 534-557.

Сингх П. и Маулик С.: 1910, Природа света, излучаемого светлячками. *Природа*, том. lxxviii, стр. 111.

Sokolow, Iwan: 1909, Zur Frage Ueber das Leuchten und die Drüsengebilde der Ophiuren. *Биология. Ctbl.*, Bd. xxix, стр. 637-648.

Spallanzani, Lazzaro: 1794, Memoria sopra le Meduse fosforiche. *Память. Сок. Итал. Верона*, том. vii, стр. 271-290.

Steche, O.: 1908, Beobachtungen ueber das Leuchten tropischer Lampyriden. *Зоол. Anz.*, Bd. xxxii, стр. 710-712.

Steche, O.: 1909, Ueber die Leuchtorgane von *Anomalops katoptron* und *Photoblepharon palpebratus*, zwei Oberflächenfischen aus dem Malaysichen Archipel. Ein Beitrag zur Morph. u. Physiol. der Leuchtorgane der Fische. *Ztschr. f. wiss. Зоол.*, Bd. xciii, стр. 349-408.

Sterzinger, I.: 1907, Ueber das Leuchtvermögen von *Amphiura squamata*, Sars. *Ztschr. f. wiss. Зоол.*, Bd. lxxviii, стр. 358-384.

Stübel, H.: 1911, Die Fluorescence tierische Gewebe in ultra-violett Licht. *Arch. f. d. ges. Физиология*, том. cxlii, стр. 1-14.

Suchsland, E.: 1898, Physikalische Studien ueber Leuchtbakterien. *Festschr. d. 200-jähr. Jubelfeier der Franckeschen Stiftungen, Halle*, p. 87. Ref. in *Zentralb. f. Bact.*, II Abt. iv, pp. 713-715.

Tarchanoff, J.: 1901, Lumière des bacilles phosphorescents de la mer Baltique. *Комп. rend. Академия наук в Париже*, 1901, Т. сxxxiii, стр. 246-249.

Tarchanoff, J.: 1902, Biologisch-chemische Untersuchungen der Phosphorescierenden Bakterien. (Рус.). *Журнал. мед. химический. Санкт-Петербург*, том xxv-xxvi, стр. 56-74.

Терао, А.: 1917, Заметки о фотофорах *Sergestes prehensilis*, Бейт. *Аннотация. Зоол. Япония*, том. ix, стр. 299-316.

Томас, Р. Х.: 1902, Светящаяся сороконожка. *Природа*, том. lхv, стр. 223.

Tollhausen, P.: 1889, Untersuchungen ueber *Bacterium phosphorescens* Fischer. *Дисс. Würzburg*.

Tommasino, Th.: 1904, Constatation d'une radioactivité propre aux êtres vivants, vegetaux et animaux. *Комп. rend. Acad. d. Sc.*, Bd. сxxxix, стр. 730-731.

Таунсенд, А. Б.: 1904, Гистология органов света *Photinus marginellus*. *Амер. Нац.*, 1904, том. xxxviii, стр. 127-151.

Trautz, M.: 1904, Ueber neue Lumineszenzerscheinungen. *Zeit. vuss. Фотогр.*, вып. ii, стр. 217-223; также, *Zeit. f. Electrochem.*, том x, стр. 593-597.

Trautz, M.: 1905, Studien ueber Chemilumineszenz. *Ztschr. физическое состояние. Химия.*, том. liii, стр. 1-111.

Trautz, M., and Schorigin, P.: 1905a, Kristallolumineszenz und Tribolumineszenz. *Zeit. vuss. Фотогр.*, т. iii, стр. 80-90.

Траутц, М., и Шоригин, П.: 1905b, Ueber Chemilumineszenz. *Zeit. vuss. Фотогр.*, т. iii, стр. 121-130.

Trojan, E.: 1906, Neuere Arbeiten ueber die Leuchtorgane der Fische. *Зоол. Ctbl.*, Bd. xiii, стр. 273-284.

Trojan, E.: 1907, Zur Lichtentwicklung in den Photosphären der Euphausien. *Арх. ф. микр. Анат.*, Bd. lxx, стр. 177-188.

Trojan, E.: 1909, Leuchtende Ophiopsilen. *Арх. ф. микр. Анат.*, Bd. lxxiii, стр. 883-912.

Trojan, E.: 1910, Ein Betrag zur Histologie von *Phyllirhoë bucephala*. Peron und Lesueur. mit besonderer Berücksichtigung des Leuchtvermögens des Tieres. *Арх. микроскоп. Anat.*, vol. lxxv, стр. 473-517.

Trojan, E.: 1913, Ueber Hautdrüsen des *Chætopterus variopedatus*, Clap. *Sitz. ber. d. Kais. Доктор философии vuss. Wein.*, vol. сxxii, Абз. 1.

Trojan, E.: 1915, Die Leuchtorgane von *Cyclothone Signata*, Garman. *Sitz.-ber. d. K. Akad. der wiss. Wien.*, Bd. сxxiv, Abt. 1.

Tschugaeff, L.: 1901, Ueber Tribolumineszenz. *Бер. д. д. хим. Ges.*, vol. xxxiv, стр. 1820-1826.

Валлентин Р. и Каннингем Дж. Т.: 1888, Фотосферия *Nyctiphanes Norvegica*. *Кварту. Journ. из Micr. Sc.*, N. S., vol. xxviii, стр. 319-341.

Van't Hoff, J. H.: 1895, Ueber die menge und die Nature des sogen. Ozons das sich bei langsamer Oxidations des Phosphors bildet. *Zeit. physik. Хим.*, том xvi, стр. 411-416.

Веррилл, А. Э.: 1884, Свидетельства существования света на больших глубинах моря. *Природа*, том XXX, стр. 280-281.

Verworn, M.: 1892, Ein automatisches Zentrum für die Lichtproduktion bei *Luciola italica* L. *Ctbl. f. Physiol.*, Bd. vi, pp. 69-74.

Vignal, W.: 1878, Recherches histologiques et physiologiques sur les Notiluques. *Арка д. Физиол. Норм. и патол.*, 2-я серия, Т. v, стр. 415-454.

Вилле, Дж., и Деррьен, Э.: 1913, "Биохимический катализатор люминесцентного окисления". *C. R. Ac. Sc.*, том. clvi, стр. 2021.

Vogel., R.: 1915, Beitrag zur Kenntnis des Baues und der Lebensweise der Larve von *Lampyrus noctiluca*. *Zeit. vuss. Зоол.*, том. cxii, стр. 291-432.

Ватанабэ, Х.: 1897, Фосфоресценция *Cypridina hilgendorffii*. *Аннотация. Зоол. Япония*, том i; также *Зоол. Jahrs.*, 1897.

Ватасе, С.: 1895, О физических основах фосфоресценции животных. *Биол. Лект. Морская биологическая лаборатория. Вудс-Хоул*, стр. 101-119.

Ватасе, С.: 1898, Сократительная способность протоплазмы и фосфоресценция. *Биолог. Лекция. Морская биологическая лаборатория. Вудс-Хоул*, стр. 177-192.

Вайзер, Х. Б.: 1918a, Определение цвета слабой люминесценции. *Journ. Физ. Химия.*, том. xxii, стр. 439-449.

Вайзер Х. Б.: 1918b, Кристаллолюминесценция, I, II. *Журнал. Физика. Химия.*, том. xxii, стр. 480-509 и стр. 576-595.

Weitlaner, F.: 1909, Etwas von Johannis-Käferlicht. *Verh. d. Zool. Bom. Ges. Wein.*, vol. lix.

Weitlaner, F.: 1911, Weiteres vom Johanniskäferlicht und von Organismenleuchten überhaupt, etc. *Verh. d. Zool. Bom. Ges. Wein.*, vol. xli, стр. 192.

Weleminsky, F.: 1895, Die Ursachen des Leuchtens bei Choleravibrionen. *Медицинский центр Препар. Wochenschr.*, Bd. xx, pp. 263-264.

Велькер, У. Х.: 1912, Диффузия белка через резиновые мембраны с примечанием о разрушении коллоидных мембран обычным этиловым эфиром и другими растворителями. *Биохимия. Бюлл.*, том. ii, стр. 70.

Уилер, У. М., и Уильямс, Ф. Х.: 1915, Светящийся орган новозеландского светлячка. *Психея*, том. xxii, стр. 36-43.

Weidemann, E.: 1888, Ueber Fluorescenz und Phosphorescenz. *Wied. Доктор физико-химических наук.*, том. xxxiv, стр. 446-469.

Wiedemann, E., and Schmidt, G. W.: 1895a, Ueber Luminescenz. *Wied. Доктор физико-химических наук.*, том. liv, стр. 604-625; 1895b, том. lvi, стр. 201-254.

Wielowiejski, H. R. v.: 1882, Studien ueber die Lampyriden. *Ztschr. f. wiss. Зоол.*, Bd. xxxvii, стр. 354-428.

Уильямс, Ф. Х.: 1916, Фотогеничные органы и эмбриология лампиридов. *Journ. Морф.*, том. xxviii, стр. 145-186.

Яцу, Н.: 1917, Заметка о строении верхнечелюстной железы Cypridina hilgendorffii. *Journ. Морф.*, том xxix, стр. 435-440.

Янг, К. А., 1870, Спектр светлячка. *Амер. Нац.*, том. iii, стр. 615.

Zacharias, O.: 1905, Beobachtungen ueber das Leuchtvermögen von Ceratium tripos. *Биология. Ctbl.*, Bd. xxv, стр. 20-30.

Примечания переписчика

Необычные формы названий химических веществ сохранены там, где они встречаются в тексте, например, "атропин" вместо "атропин"; "аспарагин" вместо "аспарагин" и т.д.

Варианты написания "Sidot blend" и "Sidot blende" используются взаимозаменяемо.

"РН" или Р_Н (нижний индекс Н) повсюду используется для обозначения шкалы щелочности-кислотности, где в современном значении используется "рН".

На странице 173 цитата из журнала Nutting, P. G.: 1908 имеет диапазон страниц 261-039. Это так, как указано в оригинале, но, вероятно, по ошибке.

Незначительные исправления в формате и пропущенные знаки препинания (в основном в библиографии) были внесены без специального примечания.

Изменения в текст вносятся только в случае очевидных орфографических или наборных ошибок. Они перечислены ниже:

Страница ix: заменено "Фошоресценция" на "Фосфоресценцию" (II. Люминесценция и накаливания... Фосфоресценция и флуоресценция.)

Страница ix: заменено "Биозимоксилюминесценция" на "Биозимоксилюминесценция" (V. Химия производства света, часть I... "Биозимоксилюминесценция".)

Страница x: изменено "хемолюминесценция" на "хемилюминесценция" в двух случаях (скорость реакции и хемилюминесценция. Температура и хемилюминесценция.)

Страница 15: заменено "th" на "the" (менее известен *Ignis fatuus*)

Страница 26: перенесенная точка за скобки "после освещения (*фотолюминесценция*)".

Страница 29: заменено "платиноцианид" на "платиноцианид" (флуоресцентные экраны из платиноцианида бария)

Страница 29: добавлена пропущенная запятая (виллемит (Zn_2SiO_4), смесь Сидо)

Страница 34: добавлен отсутствующий заключительный знак кавычки ("Вполне вероятно, что причина этого" ...)

Страница 39: верхний индекс "2" изменен на нижний индекс "2" в реакции Na_2CO_3 (пирогаллолформальдегид- $\text{Na}_2\text{CO}_3\text{-H}_2\text{O}_2$).

Страница 41: "50-метровые свечи" заменены на "50-метровые свечи" (видимость свечей ниже 0,5 и выше 50 метров различна ...)

Страница 42, таблица 4: изменено "Fraünhofer" на "Фраунгофер" в заголовке и заголовке таблицы (строки Фраунгофера)

Страница 47, Таблица 5: заменено "Forster" на "Förster" (Бактерии ... Förster, 1887)

Страница 56, рис. 12 подпись: "Форсайт" заменено на "Форсайт" (*в честь Хайда, Форсайт и Кэди*).

Страница 72: добавлена отсутствующая закрывающая скобка "моллюски (*Pholas* и *Филлироэ*)".

Страница 74: "секреция" заменена на "срез" (на срезе эпителия видны крупные клетки, продуцирующие слизь ...)

Страница 75: добавлен отсутствующий завершающий знак препинания (по крайней мере, один, возможно, два, касаются легкой постановки.)

Страница 75: заменено "внутриклеточный" на "внутриклеточный" (животные, обладающие светлыми клетками с внутриклеточной люминесценцией)

Страница 81; Подпись к рис. 29: добавлена пропущенная запятая (*chr.¹*, хроматофор; ...)

Страница 87: добавлена отсутствующая закрывающая скобка "(и это тоже такой *плотности* чтобы они продолжали *сиять*)".

Страница 90: "необходимый" заменено на "необходимый" (Бойл также провел множество экспериментов, чтобы показать, что воздух необходим для жизни животных ...)

Страница 93: заменено "термопара" на "термопара" (использование термопары в качестве измерительного прибора)

Страница 94: "D" заменено на "B" (помещается в большую колбу Дьюара (*B*), наполненную водой)

Страница 94: "Термопары" заменены на "Термопары" (Термопары (*L* и *M*) фирмы advance...)

Страница 97: "термопара" заменена на "термопара" (Показания каждой термопары на шкале гальванометра...)

Страница 100: заменено "МакКенни" на "МакКенни" (McKenney (1902) найден также ...)

Страница 102: заменено "смешиваемый" на "смешивающийся" (нерастворимый в воде, но смешивающийся с ней)

Страница 103: "продемонстрировать" заменено на "продемонстрировать" (я не смог продемонстрировать их существование у светящихся бактерий;)

Страница 104: "термолабильный" заменено на "термолабильный" (... и необходим термолабильный комплемент (*алексин*).)

Страница 104: "термолабильный" заменен на "термолабильный" (Из-за необходимости термостабильных и термолабильных веществ для производства света ...)

Страница 105: "термолабильный" заменен на "термолабильный" (люцифераза (=фотогенин) для термолабильного материала...)

Страница 111: "присутствие и H_2O_3 " заменено на "присутствие H_2O_2 " (*лофин* может окисляться кровью позвоночных в присутствии H_2O_2 .), - говорится в статье., которая была опубликована на веб-сайте компании.-----

Страница 116: "или" изменен на "of" (... и исчезнет из решения в течение дня или около того.)

Страница 116: заменено "окисляемый" на "окисляемый" (люциферины, как окисляемые вещества, заслуживают внимания в первую очередь.)

Страница 123: "концентрированный" заменено на "концентрированный" (1 порция концентрированного люциферина)

Страница 132: "колуцифераза" заменена на "ко-люцифераза" (теперь он считает ее идентичной своей ко-люциферазе)

Страница 151, Таблица 13: исправлена дублирующая нумерация с "10" на "11" (хлорид железа 11)

Страница 151, Таблица 13: исправлена дублирующая нумерация с "14" на "15" (15 сульфат хрома)

Страница 151, Таблица 13: сокращено от "minute" до "мин." в двух позициях (варится 1 мин. и отфильтрованный)

Страница 158: изменено "появляться" на "появляется" (... и все же свет появляется только в присутствии последнего.)

Страница 162: добавлен отсутствующий завершающий знак препинания (сначала публикуются более полные работы по свету и люминесценции, а затем следуют оригинальные статьи.)

Страница 165: добавлена пропущенная запятая (Дюбуа, Р.: 1918а, Сюр-ла-синтез Люциферина.)

Страница 165: заменено "Биофотогенез" на "Биофотогенез" (Последние исследования М. Ньютона Харви по биофотогенезу)

Page 165: changed "Biophotogénèsis" to "Biophotogénèse" (Nouvelles Recherches sur la Biophotogénèse)

Page 166: changed "Oxydations geschwindigkeit" to "Oxydationsgeschwindigkeit" (Ueber die Oxydationsgeschwindigkeit von Phosphor ...)

Page 166: changed "Radiumstrahlem" to "Radiumstrahlen" (Einige Beobachtungen ueber die durch Radiumstrahlen in den tierischen Geweben erzeugte Phosphoreszenz.)

Page 166: changed "neiderer" to "niederer" (Ueber die Entwicklung von Bakterien bei niederer Temperatur.)

Page 167: changed "nueue" to "neue" (Ueber die rosettenförmigen Leuchtorgane der Tomopteriden und zwei neue Arten von Tomopteris.)

Page 169: added missing hyphen to "Pflanzen-" (Ueber das Leuchten im Pflanzen-und Tierreiche.)

Page 169: changed "Rucksicht" to "Rücksicht" (mit bes. Rücksicht auf. med. Diagnost. u. Therapie Wien.)

Страница 170: изменено "jord." на "jard." (Bull. d. jard. imp. botan. Санкт-Петербург)

Page 171: changed "Lichtfaüle" to "Lichtfäule" (Phosphorezierende Tausendfüssler und die Lichtfäule des Holzes)

Страница 172: изменено "Арка Пфлюгера" на "Арка Пфлюгера". (*Свод Пфлюгера.*, Bd. cxix, стр. 583-601.)

Page 174: changed "Bedeutung" to "Bedeutung" (... ihre Bedeutung für die Principien der Respiration)

Страница 175: заменено "Лазаро" на "Лаццаро" (Спалланцани, Лаццаро: 1794, ...)

Page 176: changed "Leuchtvermogen" to "Leuchtvermögen" (Ueber das Leuchtvermögen von *Amphiura squamata*, Sars.)

Страница 177: заменено "Triboluminescenz" на "Tribolumineszenz" (Чугаефф, Л.: 1901, Ueber Tribolumineszenz.)

Страница 179: изменено "Бандромски" на "Бандровски" (Бандровски, Э., 33)

Страница 179: заменено "Baelli" на "Batelli" (Бателли и Стерн, 115)

Страница 179: заменено "Centnerswer" на "Centnerzwer" (Центнерцвер, М., 147)

Страница 179: заменено "Светлячки" на "Fireflies" (Светлячки, 10, 31, 34,...)

Страница 180: заменено "Форсайт" на "Форсайт" (Хайд, Форсайт и Кэди, 57, 63).

Страница 180: заменено "Фланкленд" на "Франкленд" (Frankland, Р., 62)

Страница 180: заменено "Светлячки" на "Светлячки" (Glowworms, 1, 10, 43, 77)

[Страница 181](#): изменено "Пьезолюминесценция" на "Пьезолюминесценция"
(Piezoluminescence, 32 ff).

[Страница 182](#): изменено "Стефана-Больцмана" на "Стефана-Больцмана" (Закон Стефана-Больцмана, 22, 23)

[Страница 182](#): изменено значение "инфракрасный" на "инфракрасный" (прозрачность хитина на инфракрасный, 52)

[Страница 182](#): добавлены недостающие ссылки на страницы (Вайзер Х. Б., 33, 34, 39).

[Вернитесь к началу книги.](#)